

Aktuopaläontologische Studien zur Lokomotion rezenter Urodelen
und Lacertilier sowie paläontologische Untersuchungen an
Tetrapodenfährten des Rotliegenden (Unter-Perm) SW-Deutschlands

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades

„DOKTOR
DER NATURWISSENSCHAFT“

am Fachbereich Geowissenschaften
der Johannes Gutenberg-Universität
in Mainz

Jürgen Fichter
geb. in Schramberg

Mainz 1979



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Aktuopaläontologische Studien zur Lokomotion rezenter Urodelen
und Lacertilier sowie paläontologische Untersuchungen an
Tetrapodenfährten des Rotliegenden (Unter-Perm) SW-Deutschlands

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades

„DOKTOR
DER NATURWISSENSCHAFT“

am Fachbereich Geowissenschaften
der Johannes Gutenberg-Universität
in Mainz

Jürgen Fichter
geb. in Schramberg

Mainz 1979



D e k a n :

Prof. Dr. Domrös

1. Berichterstatter:

Prof. Dr. Boy

2. Berichterstatter:

Prof. Dr. Berg

Tag der mündlichen Prüfung:

14. 9. 1979

Die vorliegende Arbeit habe ich selbständig und nur
unter Verwendung der angegebenen Quellen verfaßt.

Jürgen Fichter
.....
(Jürgen Fichter)

D A N K S A G U N G

Die Untersuchungen erfolgten im Geowissenschaftlichen Institut der Johannes Gutenberg-Universität Mainz. Sämtliche Zeichnungen und Fotografien wurden vom Verfasser angefertigt. Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. J. A. BOY, der diese Arbeit anregte und betreute, für die zahlreichen Hinweise und Ratschläge während der vielen Stunden gemeinsamer Prospektion und Grabungen sowie für seine wertvollen Anleitungen zu wissenschaftlicher Arbeitsweise. Ohne seine umfassende Kenntnis des südwestdeutschen Rotliegenden wäre mir die stratigraphische Einordnung der Fährtenhorizonte nicht möglich gewesen. Mein Dank gilt auch Herrn SCHUCHMANN (Mainz) für die Anfertigung einiger wichtiger Gipsabgüsse und für seine Anleitungen zur Herstellung von Gipsabgüssen rezentier Fährten. Ferner unterstützten mich die Herren VIERTEL (Mainz), SCHREIBER (Mainz) und THÖMKE (Saarbrücken) tatkräftig bei der Durchführung dieser Arbeit.

Für die Bearbeitung wichtige Stücke wurden mir von den Herren SCHULTHEISS (Kusel), STAPELMANN (Mainz) und STAPF (Nierstein) zur Verfügung gestellt.

Weiterhin schulde ich besonderen Dank der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die großzügige Förderung (im Rahmen des Programmes Bo 553 "Rotliegend Tetrapoden") und Herrn Dozent Dr. H. HAUBOLD (Halle) für zahlreiche Hinweise.

1. <u>Einleitung</u>	1
1.1. Zielsetzung und Problematik	1
1.2. Bearbeitungsgeschichte und heutiger Bearbeitungsstand	3
1.3. Arbeitsmethodik	5
1.4. Material und Fundschichten	7
2. <u>Aktuopaläontologische Untersuchungen</u>	13
2.1. Theoretische Grundlagen zur Lokomotion niederer Tetra-	
poden	13
2.1.1. Extremitätenstellung und Extremitätenlängen .	13
2.1.2. Beckenstellung	14
2.1.3. Hypothesen zu den Extremitätenproportionen . .	15
2.1.4. Gleichgewicht und Schwerpunktlagen	17
2.1.5. Ursachen und Bedeutung der lateralen Körper-	
undulationen	20
2.1.6. Lokomotionsarten bei rezenten Urodelen und	
Lacertilien	22
2.1.6.1. Unterschiede zwischen der Urodelen-	
und Lacertilier-Lokomotion	30
2.1.7. Lokomotionsarten bei Schildkröten, Geckos und	
Krokodilen	31
2.2. <u>Experimente</u>	35
2.2.1. Vorbemerkungen zu den Versuchen	35
2.2.2. Fahrtengeometrie	38
2.2.3. Ermittlungen von quantitativen Körpermerkmalen	
aus den Fahrten	44
2.2.3.1. Scheinbare Rumpflänge	44
2.2.3.2. Extremitätenlängen	44
2.2.3.3. Hypothesen zur Längenbestimmung der	
Extremitätenabschnitte Femur, Tibia-	
Fibula bzw. Humerus, Radius-Ulna . .	46
2.2.4. Faktoren, die eine quantitative und morphologi-	
sche Fahrteninterpretation erschweren könnten	49
2.2.4.1. Quantitative Analysen der unter ver-	
schiedenen sedimentologischen Be-	
dingungen erzeugten Fahrten	49

2.2.5. Ergebnisse der metrischen Fährtenenerfassung	83
2.2.5.1. Variabilität der Fährtenmaße in Abhängigkeit vom Untergrund	84
2.2.5.1.1. Variationsbreite von Pace und Stride . . .	84
2.2.5.1.2. Änderungen der durchschnittlichen Hand-Fuß- Abstände bei verschiedenen Untergrundver- hältnissen	95
2.2.5.1.3. Änderungen der Gangbreiten der Hinterextre- mitäten	99
2.2.5.1.4. Änderungen der scheinbaren Rumpflängen und Intensität der lateralen Körperundulationen	103
2.2.5.1.5. Änderungen der Verhältnisse Stride/schein- bare Rumpflänge	110
2.2.5.2. Vermutete Wechselbeziehungen zwischen Lebens- raum und lokomotorischem Verhalten	118
2.2.5.3. Möglichkeiten einer Prognostizierung von Fährtenmaßen aus den Skelettmaßen	120
2.2.5.4. Möglichkeiten einer Prognostizierung von Skelettmaßen aus den Fährten	122
2.2.6. Beurteilung der Locomotorischen Leistungsfähigkeit und Aktivität anhand der Fährten- und Körpermerkmalen	123
2.2.7. <u>Allgemeine Charakterisierung der Fährtenabfolgen</u>	126
2.2.7.1. <u>Salamandra atra</u>	126
2.2.7.2. <u>S. salamandra</u>	127
2.2.7.3. <u>Iriturus cristatus</u>	129
2.2.7.4. <u>I. alpestris</u>	130
2.2.7.5. <u>I. vulgaris</u>	131
2.2.7.6. <u>I. helveticus</u>	132
2.2.7.7. <u>Lacerta</u> sp.	133
2.2.7.8. <u>Lacerta agilis</u>	134
2.2.8. <u>Morphologie der Fuß- und Handeindrücke</u>	135
2.2.8.1. <u>Salamandra atra</u>	136
2.2.8.2. <u>S. salamandra</u>	143
2.2.8.3. <u>Iriturus cristatus</u>	150
2.2.8.4. <u>I. alpestris</u>	156
2.2.8.5. <u>I. vulgaris</u>	160
2.2.8.6. <u>I. helveticus</u>	163

2.2.8.7. Morphologische Unterschiede zwischen den Urodelen Arten	166
2.2.8.8. <u>Lacerta</u> sp.	168
2.2.8.9. <u>Lacerta agilis</u>	172
2.2.8.10. Morphologische Unterschiede zwischen Hand- und Fußindrücken von Urodelen und Lacertilier	173

2.2.9. <u>Morphologie der Schwanzschleifspuren</u>	175
--	-----

2.2.9.1. <u>Salamandra atra</u>	177
2.2.9.2. <u>S. salamandra</u>	179
2.2.9.3. <u>Iriturus cristatus</u>	180
2.2.9.4. <u>I. alpestris</u>	181
2.2.9.5. <u>I. vulgaris</u>	182
2.2.9.6. <u>I. helveticus</u>	182
2.2.9.7. <u>Lacerta</u> sp.	183
2.2.9.8. <u>Lacerta agilis</u>	184

2.2.10. <u>Eindrucktiefen bzw. Belastungsverhältnisse</u>	186
---	-----

2.2.11. <u>Kurze Zusammenfassung und Diskussion der Ergebnisse</u>	191
--	-----

2.2.11.1. Allgemeine Ergebnisse	191
2.2.11.2. Morphologische Ergebnisse	193
2.2.11.3. Ergebnisse aus den Analysen der Eindrucktiefen bzw. der Belastungsverhältnisse . .	194
2.2.11.4. Unterscheidungskriterien der Salamandridae-Fährten	195
2.2.11.5. Unterscheidungskriterien zwischen Salamandriden-Fährten und Lacertiden-Fährten . .	197

2.2.12. Bedeutung der Ergebnisse aus den Rezentversuchen für die Bearbeitung fossiler Fährten	199
---	-----

<u>Paläontologische Untersuchungen an Tetrapodenfährten des südwestdeutschen Rotliegenden</u>	202
---	-----

3.1. Vorbemerkungen	202
-------------------------------	-----

3.2. Formenkreise	204
-----------------------------	-----

3.3. <u>Systematische Abhandlung der einzelnen Arten</u>	206
3.3.1. <u>Anthichnium salamandroides</u>	206
3.3.2. <u>Limnopus</u> sp.	218
3.3.3. <u>Amphisauropus imminutus</u>	229
3.3.4. <u>Amphisauropus latus</u>	238
3.3.5. <u>Hyloidichnus arnhardti</u>	245
3.3.6. <u>Gilmoreichnus brachydactylus</u>	255
3.3.7. <u>Gilmoreichnus minimus</u>	264
3.3.8. <u>Amphisauroides</u> sp.	269
3.3.9. <u>Foliipes abscisus</u>	273
3.3.10. <u>Jacobiichnus caudifer</u>	281
3.3.11. <u>Varanopus microdactylus</u>	289
3.3.12. <u>Ichniotherium cottae</u>	298
3.3.13. <u>Dimetropus leisnerianus</u>	308
3.3.14. <u>Palmichnus renisus</u>	315
3.3.15. <u>Phalangichnus</u> cf. <u>simulans</u>	321
3.3.16. <u>Anhomoichnium</u> sp.	325
3.3.17. <u>Dromopus lacertoides</u>	329
3.3.18. cf. <u>Chelichnus</u> sp.	338
3.3.19. cf. <u>Laoporus ambiguus</u>	341
4. <u>Artabgrenzung und Beziehungen</u>	344
4.1. <u>Anthichnium salamandroides</u> , <u>Limnopus</u> sp., <u>Amphisauropus imminutus</u>	344
4.2. <u>Amphisauropus imminutus</u> - <u>Amphisauropus latus</u>	351
4.3. <u>Hyloidichnus arnhardti</u>	353
4.4. <u>Gilmoreichnus brachydactylus</u> , <u>Gilmoreichnus minimus</u>	358
4.5. <u>Amphisauroides</u> sp.	363
4.6. <u>Foliipes abscisus</u> / <u>Jacobiichnus caudifer</u>	364
4.7. <u>Varanopus microdactylus</u>	369
4.8. <u>Ichniotherium cottae</u> / <u>Dimetropus leisnerianus</u>	371
4.9. <u>Palmichnus renisus</u> / <u>Phalangichnus</u> cf. <u>simulans</u>	376
4.10. <u>Dromopus lacertoides</u> / <u>Anhomoichnium</u> sp.	379
5. <u>Osteologisch systematische Schlußfolgerungen</u>	385
5.1. Systematik nach HAUBOLD & KATZUNG (1975)	385
5.2. Alternative Systematik	386

5.3. Vergleichende Betrachtung der möglichen Fährten- zeuger nach ihren Größenverhältnissen	389
5.4. Vergleichende Betrachtung der möglichen Fährten- zeuger nach ihrer relativen Aktivität	391
5.4.1. Anhang zu Kapitel 5.4. (Extremitätenproporti- onen verschiedener osteologischer Taxa) . .	394

6. Ökologie 398

6.1. Fährtenvergesellschaftungen	398
6.2. Wechselbeziehungen zwischen Fazies und Tetrapoden- fährten	400
6.2.1. Charakterisierung der Fazies von Fährtenhori- zonten	400
6.2.2. Einfluß der Fazies auf die stratigraphische Fährtenverbreitung	404
6.3. Zusammenfassung der ökologischen Betrachtungen . .	407

7. Stratigraphie 409

7.1. Lithostratigraphie des Rotliegenden SW-Deutschlands	409
7.1.1. Untergrenze	409
7.1.2. Lithostratigraphische Gliederung	409
7.1.3. Randfazies	411
7.1.4. Obergrenze	411
7.2. Biostratigraphische Abschnitte	412
7.3. Vergleich mit Nachbargebieten	414
7.3.1. Geographischer und historischer Überblick .	414
7.3.2. Biostratigraphische Korrelation	416

8. Zusammenfassung und kurze Diskussion der Ergebnisse 420

8.1. Ergebnisse des systematischen Teiles	420
8.2. Ergebnisse der ökologischen Betrachtungen	421
8.3. Ergebnisse der biostratigraphischen Betrachtungen .	423

Literaturverzeichnis

Lebenslauf

Anmerkung: Im Hinblick auf die bei den Abbildungen
genannten Abbildungsmaßstäbe ist zu berücksichtigen,
daß die Gesamtarbeit von DIN A 4 auf DIN A 5 verklei-
nert wurde.

1. Einleitung

1.1. Zielsetzung und Problematik

Hauptziel dieser Arbeit ist die wissenschaftliche Bearbeitung der Tetrapodenfährten des saar-pfälzischen Rotliegenden. Mit fossilen Fährten allgemein sind zwei verschiedene Dinge überliefert: Einmal die Morphologie gewisser Körperabschnitte bestimmter Tiere - nämlich der Hände und Füße -, andererseits aber drückt sich in fortlaufenden Fährten ganz aktuell die Kinetik der betreffenden Amphibien und Reptilien aus. Und genau hierin liegt ein großer Vorteil der Ichnologie (= Fährtenkunde) gegenüber der Osteologie begründet, denn aus bekannten Skeletten kann nur bedingt das Funktionieren des Gesamtorganismus abgeleitet werden, während eben dieses Funktionieren in den Fährten belegt ist. Leider können aus faziellen Gründen in fährtenführenden Horizonten keine Skelettreste und umgekehrt in skelettführenden Horizonten keine Fährten gefunden werden (vgl. HAUBOLD 1978, S. 311), so daß ein direkter Zusammenhang zwischen bekannten Skeletten und Fährten absolut nicht besteht. Ein Anliegen dieser Arbeit ist es nun, neben der morphologischen Darstellung der Fährten zu einer Interpretation der lokomotionsmechanischen Funktion zu gelangen und diese in einem gewissen Zusammenhang mit bekannten Skelettresten zu bringen. Eine große Hilfe dafür sind rezente Studien an einheimischen Caudaten und Lacertiliern, denn deren Lokomotionsmodus entspricht prinzipiell dem Lokomotionsmodus der unterpermischen Amphibien und Reptilien. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen tragen aber zur Zeit noch wegen des zu geringen Kenntnisstandes etwas hypothetische Züge. Der beschrittene Weg aber kann durchaus geeignet sein, um in absehbarer Zeit - wenn auch bestimmt nach manchem Irrtum - zu einer sicheren Fährteninterpretation und einer überprüfbaren Verbindung Ichnologie/Osteologie zu gelangen.

Ein großes Problem der Ichnologie ist in erheblichen Formkonvergenzen zu sehen, die in ursächlichem Zusammenhang mit den gleichartigen mechanischen Anforderungen an den Organismus bei der Fortbewegung auf dem Lande stehen. Daneben kann es durch verschiedenartige Erhaltungs- und Überlieferungsbedingungen zu quasi sekundären morphologischen Konvergenzen wie Divergenzen kommen, die es soweit irgend möglich - auch mit Hilfe der Rezentversuche - zu erkennen gilt. Als ersten Arbeitsgang halte ich eine provisorische Einteilung

in morphologische Formenkreise, die Fährten ganz unterschiedlicher systematischer Stellung zusammenfassen, für praktikabel. Mit einer nachfolgenden umfassenden quantitativen und morphologischen Fährtenanalyse sollten dann innerhalb der einzelnen Formenkreise taxonomische Kriterien erarbeitet werden, die es gestatten, den Fährten einen entsprechenden systematischen Rang zuzuordnen. Wohlverstanden sollen die Formenkreise nur Arbeitsgrundlage und unabhängig von dem ichnologischen System sein.

Ein weiteres Ziel dieser Arbeit soll der Versuch einer gewissen biostratigraphischen Gliederung des lithologisch definierten Rotliegenden und einer Korrelation mit anderen unterpermischen kontinentalen Ablagerungen gewidmet sein. Das wird jedoch dadurch erheblich erschwert, daß die bisher bekannten saar-pfälzischen und rheinhessischen Vorkommen einem gleichartigen Sedimentationsraum, nämlich den "lowland" Bereichen, entstammen und innerhalb dieses Raumes noch artspezifische Faziesbindungen auftreten, wie es am besten durch Dromopus lacertoides-Fährten (vgl. S. 405) demonstriert wird. Dadurch können die paläogeographischen wie stratigraphischen Verbreitungen nur bedingt erfaßt werden und scheinbar auftretende Faunenschnitte können nicht ohne Vorbehalte betrachtet werden. Am ehesten eignet sich zur biostratigraphischen Gliederung das Einsetzen neuer Formen, während das Aussetzen alter Formen weitgehend unbrauchbar ist. Grundsätzlich sollten aber nicht nur Fährten, sondern alle zur Verfügung stehenden stratigraphischen Daten für Korrelationszwecke herangezogen werden.

Zusammenfassend kann gesagt werden: In der vorliegenden ichnologischen Arbeit müssen drei Zielsetzungen in Einklang gebracht werden:

- A) Morphologische, taxonomische und funktionelle Fährteninterpretation
- B) Korrelation von Fährten mit bekannten Skeletten
- C) Paläogeographische und stratigraphische Verbreitung

Anmerkung zu A: Als Synthese der zu Punkt A gehörenden Daten werden in dem systematischen Arbeitsteil die Rekonstruktionen der fährtenerzeugenden Tiere verschiedentlich vorgestellt. In diesem Zusammenhang muß jedoch ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß nur eine Darstellung der Körperproportionen, nicht aber weichteilanatomischer oder osteologischer Merkmale möglich ist. Insgesamt können jedoch diese hypothetischen Rekonstruktionen einen ungefähren Eindruck von den möglichen Fährtenherzeugern vermitteln.

1.2. Bearbeitungsgeschichte und heutiger Bearbeitungsstand

Die ersten veröffentlichten Berichte über Tetrapodenfährten aus dem westdeutschen Raum datieren aus den ausgehenden zwanziger Jahren dieses Jahrhunderts (SCHMIDTGEN 1927 und 1928) und betreffen ein isoliertes Vorkommen in den Kreuznacher Schichten bei Nierstein am Rhein. Leider führten diese frühen Funde nicht zu einer systematischen Prospektion auf Tetrapodenfährten im Verbreitungsgebiet des saar-pfälzischen Rotliegenden, denn erst nahezu drei Jahrzehnte später wurden neue Funde aus den Waderner Schichten von Martinstein und Sobernheim gemeldet (REINECK 1956). Erst spätere Funde zeigten, daß Tetrapodenfährten in Schichten des Oberrotliegenden durchaus keine seltenen Fossilien sind. Wiederum dauerte es beinahe 20 Jahre, bis die Fundgeschichte ihre Fortsetzung fand. Der vorerst stratigraphisch tiefste Fährtenfund gelang Herrn BOLD aus Kaiserslautern in der Basalkonglomeratzone der Wahnwegen Schichten zwischen Dirmingen und Eppelborn im Saarland (STAPF & SUES 1974). Kurz zuvor hatte Herr DREYER + (Mainz) einen Fundpunkt mit reichhaltiger Fährtenfauna in den oberen Jeckenbach Schichten (Untere Lebach Gruppe) entdeckt und daraufhin dessen systematische Ausbeutung durch das Paläontologische Institut Mainz angeregt. Bei Prospektionsarbeiten im engeren Umkreis dieses Fundpunktes entdeckte BOY einen zweiten, stratigraphisch höher gelegenen Fährtenhorizont. Aus beiden Niveaus wurden bei verschiedenen Grabungen in den Jahren 1974 und 1975 zum Teil recht gut erhaltenes Material geborgen, dessen erste wissenschaftliche Auswertung durch FICHTER (1976) erfolgte. Nun zeichnete sich klar ab, daß Tetrapodenfährten im saar-pfälzischen Rotliegenden eine sowohl geographische als auch stratigraphische weitere Verbreitung haben als gemeinhin bekannt war. Damit bot sich auch zum ersten Male die Möglichkeit einer biostratigraphischen Gliederung des lithologisch definierten saar-pfälzischen Rotliegenden, wie sie beispielsweise im Thüringer Wald erarbeitet wurde und angewendet wird (HAUBOLD et al. 1972a, 1972b, 1975). Ab 1976 erfolgten regelmäßige Prospektionen und Grabungen im Rahmen eines von der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT finanzierten und von Prof. Dr. BOY (Mainz) geleiteten Programmes zur Erforschung der Tetrapoden im Rotliegenden. Als vorläufiges Ergebnis dieser laufenden Arbeiten kann der Nachweis zahlreicher fährtenführender Horizonte von den Altenglaz Schichten bis in den sogenannten Rötelschiefer hinein und der Nachweis nahezu

aller aus dem Thüringer Wald sowie einiger aus dem Cornberger Sandstein bekannten Formen gewertet werden.

Einen kurzen Überblick über wichtige Bearbeiter fossiler Fährten in chronologischer Reihenfolge gibt HAUBOLD (1974). Vielen früheren Bearbeitern mangelte es an der notwendigen Klarheit in Terminologie, Taxonomie und systematischer Nomenklatur, eine Anwendung der binären Nomenklatur auf Fährten wurde häufig schlichtweg abgelehnt und stattdessen wahrhafte "Wortungeheuer" oder Zahlen-Buchstabenkombinationen gebildet. Besonders PABST gab mit seinen Bezeichnungen wie Ichnium gampsodactylum, tenue, friedrichrodanum Anlaß zu nomenklatorischen Verwirrungen. Dagegen ist die mechanische Grundlage der von NOPSCA (1923) aufgestellten Gruppen wie stegocephaloide, salamandroide, lacertoide Gruppe auch heute noch erwägenswert, die Systematik selbst aber ist nicht anwendbar, da mit erheblichen Formkonvergenzen gerechnet werden muß. Lange Zeit blieb die Ichnologie auf diesem Kenntnis- und Bearbeitungsstand stehen, bis PEABODY (1948, 1959) mit seinen hervorragenden Arbeiten den Weg zu einer sinnvollen Fährteninterpretation aufzeigte, wenn auch einige frühere Bearbeiter wie DOLLO (1883), LULL (1904/1953), SOERGEL (1925) und ABEL (1935) sich sehr um Klarheit in der Ichnologie bemühten, indem auch sie schon einen engeren Anschluß des ichnologischen an das osteologische System anstrebten. Diese Bestrebung wurde in jüngster Zeit durch HAUBOLD (ab 1966) fortgesetzt, daneben gelang ihm in einer umfassenden Revision (1971) eine Straffung des gesamten ichnologischen Systems, von 340 vergebenen Gattungsnamen konnten nur noch 205 als valid ausgewiesen werden. Wenn auch manche der von HAUBOLD aufgestellten Beziehungen von Fährten zu bekannten Skeletten umstritten sein mögen, so ist der Grundgedanke, daß jede neue Fährtenart einer neuen osteologischen Gattung entsprechen muß, richtig (vgl. dazu auch PEABODY 1959). Daneben gesteht er den unterpermischen Fährten - basierend auf den hervorragend erforschten Vorkommen des Thüringer Waldes - biostratigraphischen Leitwert zu und bietet damit zum ersten Male in Verbindung mit Pflanzenfossilien eine vernünftige Basis zur Korrelation unterpermischer terrestrischer Serien an. Einen gewissen Mangel sehe ich bei den Arbeiten HAUBOLDS darin, daß der Weg PEABODYS nicht konsequent genug weiterbeschritten wurde. Oder mit anderen Worten: der dynamischen bzw. kinetischen Natur der Fährten wird nicht genügend Rechnung getragen, andererseits werden die morphologischen Kriterien überbewertet.

1.3. Arbeitsmethodik

Wie aus Einleitung und historischem Abriß ersichtlich, sollten die Ergebnisse ichnologischer Arbeiten sich nicht ausschließlich auf die "klassische" morphographische Arbeitsweise stützen, sondern es sollten auch andere, der dynamischen bzw. kinetischen Natur der Fährten Rechnung tragende Wege beschritten werden. Für das bessere Verständnis der Zusammenhänge zwischen Körper- und Fährtenproportionen und der verschiedenen Erhaltungszustände sollen Rezentversuche unternommen werden. Somit gliedert sich das "Arbeitsgebiet" in die folgenden Teilbereiche:

- A) Zeichnerische und fotografische Darstellung der Morphologie
- B) Schematische Darstellung der Belastungsverhältnisse
- C) Metrische Erfassung der wichtigsten geometrischen Fährtengrößen
- D) Versuche mit lebenden einheimischen Caudaten.

A) Zeichnerische und fotografische Darstellung der Morphologie

Soweit es die Größenverhältnisse der Fährten zuließen, wurden die Abbildungen mit dem Zeichenbinokular WILD No. 48770 angefertigt. Dabei standen zwei Darstellungsarten zur Auswahl, nämlich die einfache Umrißzeichnung und die einen stärker plastischen Eindruck vermittelnde schattierte (punktierte) Zeichnung. Beide Zeichentechniken haben Vor- und Nachteile. Ein wesentlicher Nachteil der einfachen Umrißzeichnung ist, daß sie nur einen mehr oder weniger subjektiv festgelegten Umriß der Fahrte zeigt ohne jegliche Einzelheiten. Die schattierte Zeichnung dagegen vermittelt einen gewissen plastischen optischen Eindruck, indem Bereiche bevorzugter Belastung gegenüber unterbelasteten Fußabschnitten hervorgehoben sind; auf subjektive Begrenzungen kann unter Umständen verzichtet werden, da auch Konturen ohne eindeutige Begrenzungen herausgearbeitet werden können. Bei dieser Arbeitsweise ist es sehr wichtig, die Lichteinfallsrichtung mehrfach zu wechseln, um einseitige Abbildungen zu vermeiden. Ein großer Nachteil dieser Darstellungsart kann darin liegen, daß der Bearbeiter eine gewisse Generalisierung anstrebt und so schon eine bestimmte Deutung, wenn auch ungewollt, einfließen läßt. Die einfache Umrißzeichnung eignet sich am besten zur Verdeutlichung der Fährtenanordnung. Hierfür werden die mit dem Binokular in größerem Maßstab gezeichneten Hand- und Fußabdrücke auf fotomechanischem Wege nachträglich wieder auf den Maßstab 1:1 gebracht und in die Positionen eingesetzt, die mittels Klarsichtzeichenfolie zuvor den

Originalstücken entnommen wurden. Dabei muß streng darauf geachtet werden, daß die Hand- und Fußachsen ihre entsprechenden Richtungen einnehmen. Als Grundlage eigentlicher morphologischer Interpretation kann dagegen nur die schattierte Zeichnung dienen.

Sind die Fährten für das Binokular zu groß, werden sie entweder nur in Fotos oder aber in nach Fotos angefertigten Skizzen vorgestellt. Bei den fotografischen Arbeiten ist auf einen möglichst flachen Einfallwinkel des Lichtes zu achten. Als Lichtquelle reicht in vielen Fällen eine 500 W Fotolampe. Um bei stärkeren Reliefunterschieden auftretende Schlagschatten zu vermeiden, empfiehlt sich eine zweiseitige Ausleuchtung im Verhältnis 2:1.

B) Schematische Darstellung der Belastungsverhältnisse:

Die meisten Fußabdrücke zeigen sehr differenzierte Belastungsverhältnisse, wobei Belastungsänderungen sowohl von proximal nach distal als auch von medial nach lateral auftreten. Um diese zu erfassen, wird ein denkbar einfaches Verfahren praktiziert: Mit Plastilin abgenommene Negativ- oder Positivabdrücke werden in den gewünschten Richtungen geschnitten und die so gewonnenen Schnittprofile auf eine konstruierte Horizontale bezogen. Diese Schnittbilder zeigen ganz summarisch die Art und Weise der Belastung, nicht aber ihre zeitliche Reihenfolge.

C) Metrische Erfassung der wichtigsten geometrischen Fährtengrößen

Aus dem geometrischen Fährtenmuster lassen sich Aussagen über die Proportionen der erzeugenden Tiere gewinnen, beispielsweise steht der "Pace" in einem direkten Zusammenhang mit der Extremitätenlänge (s. S. 44). Deshalb ist es unbedingt erforderlich, die Fährten nach einem bestimmten Schema (vgl. HAUBOLD 1971) so genau wie möglich zu vermessen. Die Messungen der Strecken werden an den Originalstücken mit einer Schieblehre durchgeführt, Zehenwinkel dagegen vielfach an den Abbildungen festgelegt. Quantitative Schwankungen, die im Verlaufe jeder Fahrt mehr oder weniger stark auftreten, machen die Ermittlung von Durchschnittswerten notwendig.

D) Versuche mit lebenden Tieren

In den Rezentversuchen erzeugten alle einheimische Caudaten und einige Locertilier unter kontrollierten Bedingungen Fährten. Im einzelnen wurde wie folgt verfahren: In geeigneten Behältnissen wurden in Versuchsreihen Substrata unterschiedlicher sedimentologischer Zusammensetzung und Feuchtigkeitsgrade vorbereitet, die die Tiere anschließend überqueren mußten. Die dabei erzeugten

Fährten wurden unmittelbar danach mit Gips ausgegossen. Bei sorgfältiger Arbeitsweise gelingen selbst Abgüsse von sehr nassem Sediment oder auch von absolut trockenem, lockerem Feinsand. Von Vorteil war die Verwendung eines Trennlackes (Metcoat), wodurch eine einigermaßen gute Trennung von Sediment und Gips erreicht werden konnte.

1.4. Material und Fundschichten

Die Mehrzahl des Materials, auf dem diese Arbeit aufbaut, stammt aus dem Verbreitungsgebiet des saar-pfälzischen Unter- und Oberrotliegenden. Geographisch wie auch strukturgeologisch davon isoliert sind die Fundpunkte bei Nackenheim und Nierstein am Rhein (Rheinhesen), die dem Oberrotliegenden des sogenannten Niersteiner Horstes zuzuordnen sind, der sich südlich von Mainz inselartig aus dem Tertiär des Mainzer Beckens erhebt. Aus der Übersichtskarte der Abbildung 1 sind die groben geographischen Positionen und die geologischen Beziehungen der verschiedenen Fundpunkte des Saar-Nahe-Gebietes zu ersehen. Dabei kennzeichnen die Zahlen nicht den eigentlichen Fundort, sondern sie orientieren sich nach den jeweils nächstgelegenen, größeren Ortschaften und decken sich mit den laufenden Nummern der nachfolgenden Fundpunktaufstellung. In dieser Aufstellung sind Angaben zur lithostratigraphischen Position und zu den sedimentologischen Verhältnissen der einzelnen Fundhorizonte stichwortartig enthalten. Stratigraphisch gesehen verteilen sich die Funde sehr ungleichmäßig über das Rotliegendprofil. Während tiefere stratigraphische Abschnitte (= Kusel Gruppe) nur ganz vereinzelte Funde lieferten, zeigt ein mittlerer Abschnitt (= untere und mittlere Lebach Gruppe) eine erstaunliche Konzentration von Fährtenvorkommen. Zu höheren Profilabschnitten hin tritt zunächst wiederum eine gewisse Unterbrechung der Fundüberlieferung in den Schichten der Tholey Gruppe auf, erst in höheren bis höchsten Abschnitten (Nahe Gruppe) setzen erneut lokal reichhaltigere Überlieferungen ein. Die mehr oder weniger genauen stratigraphischen Positionen der Fährtenvorkommen können aus der Tabelle 1 entnommen werden. In dieser Tabelle sind dem Standardprofil (= Abfolge in Beckenfazies) Profile aus der SW- und NW-Randfazies sowie ein Vergleichsprofil mit den Fährtenvorkommen auf der SE-Flanke des Pfälzer Sattels gegenübergestellt. Aus der statistischen und fazialen Verteilung der Vorkommen wird deutlich, daß in becken nahen Gebieten idealere Bedingungen für eine Fährtenüberlieferung geherrscht haben müssen als in den randlicheren Bereichen.

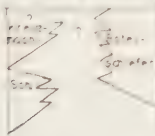
Geologische Übersichtskarte des Saar-Nahe-Gebietes



Zusammengestellt nach Übersichtsarten von SCHULZE (1931), des Geol. Inst. d. Univ. d. Saarlandes (1961), sowie Unterlagen des geol. Abt. der Saarbrücker A.G. und des Geol. Inst. d. Univ. Mainz von H.J. KERN

Entwurf: H. KERN

Abb.1: Geologische Übersichtskarte des Saar-Nahe-Gebietes mit Lage der Te- trapodenführten-Fundpunkte. Die Fundpunkte sind durch Ziffern gekenn- zeichnet, die der Nummerierung in der stratigraphischen Auflistung der Tabelle 1 entsprechen.

Lithostratigraphie		STANDARDPROFIL	VERGLEICHSGRANDBAZISSE	PROFIL
NAME-GRUPPE			Eisenberg F-1(2)	
	WADERN-Schichten	Windersheim F-1(23) Wanzingen F-1(17) Martinsstein F-1(2) Sobornheim F-1(22)		
	GRENZ-LAGER-Schichten	Meddersheim F-1(16) Sien F-1-5(21) Barweiler F-1(2)	(7) Jakobsweiler F-1 (24) Wingertsweilerhof	
	THALLICH-TENBERG-Schichten	Leutkirch F-1(2)		
LEIBACHSGRUPPE	DISIBODEN-BERG-Schichten			Burach F-1(19)
	ODERNHEIM-Schichten	Kirrweiler F-1-5, F-8(11) Kirrw F-9 (2) Kappel F-2, Jeckenbach F-4-5(8)	(16) Imweiler F-1-5	Korn F-1
	JECKEN-BACH-Schichten	(2) Lattweiler F-1, Odernheim F-2(15) Odernheim F-1, Jeckenbach F-7 Jeckenbach F-2-3-6, Kirrweiler F-7 Jeckenbach F-1 Callbach F-1-4(3) Callbach F-2-3		
	LAUTER-ECKEN-Schichten	Lauterecken F-1(3)		
KUSEL-GRUPPE	QUIRNBACH-Schichten			(7) St Wendel F-1(20)
	WAHNWEGEN-Schichten			
	ALTENGLANS-Schichten	Altenglans F-1-2-3-4 Altenglans F-5-6-7		
	Altenglans-Schichten			

Tab. 1: Stratigraphische Positionen der Fährtenvorkommen..

Altenglan F-1a, b

Lithostratigraphie: Kuseler Gruppe; tieferer bis mittlerer Abschnitt der Altenglan Schichten.

Sedimentologie: F-1a - grauer, wechselnd toniger Silt;
F-1b - grünlicher, wechselnd sandiger, feinplattiger Silt.

Bärweiler F-1

Lithostratigraphie: Nahe Gruppe, oberer Teil der Grenzlager-Einheit.

Sedimentologie: rote, siltig-tonige Einschaltungen zwischen kompakten, sandigen Siltsteinbänken; Fährten auf zwei Schichtflächen.

Callbach F-1, 2, 3, 4

Lithostratigraphie: Lebach Gruppe, tiefere bis tiefste Abschnitte der Jeckenbach Schichten.

Sedimentologie: F-1a + b - (allochtone Funde) auf der Unterseite von kompakten, grau-braunen, feinkörnigen Sandsteinbänken.

F-2 - zwei Fährtenhorizonte in festerem, z.T. sandigem, unregelmäßigem, grau-grünem Siltstein.

F-3 - Fährten im Top einer grünen Siltstein-Serie am Übergang zu hangenden Tonsteinen.

F-4 - Fährten in etwas sandigem, feinplattigem bis unregelmäßig geschichtetem Siltstein.

Eisenberg F-1a, b

Lithostratigraphie: Nahegruppe, sogenannter Rötelschiefer.

Sedimentologie: F-1a - Fährten in einem roten, plattigen und brüchigen Silt- bis Tonstein. F-1b - allochthoner Fund auf der Unterseite einer roten, kompakten und unregelmäßig geschichteten Feinsandsteinbank.

Eppelborn F-1

(Dirmingen)

Lithostratigraphie: Kusel Gruppe, Wahnwegen Schichten.

Sedimentologie: Fährten auf der Unterseite einer kompakten, roten Sandstein-Bank.

Imsweiler F-1, 2a-b, 3, 4, 5

Lithostratigraphie: Lebach Gruppe, im Top der Odernheim Schichten.

Sedimentologie: F-1 - Fährten in einer dünnen, mittelgrauen Ton-Siltstein-Lage innerhalb einer Ton-Silt-Feinsandstein-Wechselfolge.

F-2a - Fährten in mehreren Lagen in einer grauen, mehr oder weniger plattigen Siltsteinabfolge (= ca. 30 cm mächtig).

F-2b - Fährten in einem dunklen, z.T. bräunlichen Tonstein unter einer Sandstein-Bank mit Wurzelspuren.

F-3 - Tetrapoden- + Insektenfährten in einem feinplattigen Siltstein über einer rippelgeschichteten Feinsandstein-Bank.

F-4 - Fährten in einer grau-grünen Siltstein-Lage.

F-5 - Fährten in einem plattigen, etwas sandigen Siltstein innerhalb einer Siltstein-Abfolge mit zwischengeschalteten Feinsandstein-Bänken.

Jakobsweiler F-1

Lithostratigraphie: Nahe Gruppe, im oberen Abschnitt der Grenzlager-Einheit.

Sedimentologie: Fährten in einer roten, harten, ?tuffitischen Bank innerhalb einer roten Ton-Siltstein-Abfolge, wenige Meter unter einem dickbankigen Sandstein.

Jeckenbach F-1-8

Lithostratigraphie: Lebach Gruppe, mittlerer bis oberer Abschnitt der Jeckenbach Schichten und mittlerer Abschnitt der Odernheim Schichten.

Sedimentologie: F-1 - Fährten in mehreren Lagen in einem grau-grünen, wechselnd sandigen und z.T. rippelgeschichteten Siltstein unterhalb einer Calamites-Annularia-Lage.

F-2 - Fährten in einem grau-braun-grünen, plattigen Siltstein in einer Wechselfolge von grau-grünen Silt- mit rippelgeschichteten Feinsandsteinbänken.

F-3 - Fährten in einer grau-roten bis rötlich-violetten, dünnen, sandigen Siltsteinlage mit schwacher Rippelschichtung innerhalb einer rot-grünen Siltstein-Serie im Top von dickbankigen, rötlichen Sandsteinen.

F-4 - Fährten in einer rötlich-violetten Silt-Feinsandsteinwechselfolge an der Basis eines Rothorizontes.

F-5 - allochthoner Fund, Fährte auf der Unterseite eines grau-braunen, feinkörnigen Sandsteines.

F-6 - Fährten in einem dunkelgrauen, sandigen, "rauen" Tonstein.

F-7 - Fährten in einem dunkelgrau-grünen, plattigen Siltstein.

F-8a - Fährten in einem grauen, unregelmäßig geschichteten, sandigen Siltstein.

F-8b - Fährten auf der Unterseite einer grau-braunen, feinkörnigen Sandsteinbank.

Kappeln F-1, 2, 3, 4

Lithostratigraphie: Lebach Gruppe, oberer bis oberster Abschnitt der Jeckenbach Schichten und mittlerer Abschnitt der Odernheim Schichten.

Sedimentologie: F-1 - Fährten in einem etwas plattigen, grauen Siltstein im Liegenden einer Feinsandstein-Bank.

F-2 - Fährten in einem roten, mehr oder weniger sandigen Siltstein mit tonigeren Zwischenlagen, eingeschlossen in eine Serie wechselnd rot-grüner, sandiger Silt- bis siltiger Tonsteine zwischen zwei hellen Sandstein-Bänken.

F-3 - Fährten in einem grau-grünen, etwas unregelmäßig geschichteten Siltstein über einer Sandstein-Bank.

F-4 - Fährten in einem roten, sandigen Siltstein zwischen zwei rötlichen Sandsteinbänken.

Kirn F-1

Lithostratigraphie: Lebach Gruppe, ?hoherer Abschnitt der Odernheim Schichten.

Sedimentologie: Fährten in einem grünen, feinplattigen Silt, der reich an Wurzelspuren ist.

Kirrweiler F-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10

Lithostratigraphie: Lebach Gruppe, mittlerer Abschnitt der Jeckenbach Schichten; unterer bis unterster Abschnitt sowie oberer bis oberster Abschnitt der Odernheim Schichten.

Sedimentologie: F-1 - Fährten in einem plattigen, grau-grünen Siltstein zwischen zwei mächtigeren Feinsandsteinbänken.

F-2 - Fährten auf der Unterseite einer grau-braun-grünen Feinsandstein-Bank.

F-3 - Fährten in einer Wechselfolge grauer, sandig toniger Siltsteine, Fährten über einer Schichtfläche mit load-casts.

F-4 - Fährten in einem grünlichen, schlecht spaltenden Siltstein im Liegenden einer dünnen Feinsandstein-Bank.

F-5 - Fährten in einem grauen, plattigen Siltstein im Liegenden einer Feinsandstein-Bank.

F-6 - Fährten in einem grünlich-braunen, bröckeligen Siltstein zwischen bankigen, sandigen Silt- bis Feinsandsteinen.

F-7 - Fährten in einer dünnen, rötlich-grünen, sandigen Siltstein-Lage innerhalb einer rötlichen, schlecht geschichteten Siltstein-Serie im Hangenden eines kompakten Sandsteines.

F-8 - Fährten in einem grauen bis grau-braunen, teilweise sandigen, schlecht spaltenden Siltstein.

F-9 - Fährten in einem roten, etwas sandigen Siltstein.

F-10 - Fährten in einem grau-grünen, überwiegend sandigen und unregelmäßig geschichteten Siltstein.

Langenbach F-1

Lithostratigraphie: Kusel Gruppe, oberster Abschnitt der Lauterecken Schichten.

Sedimentologie: Fährten in mehreren Lagen in einem grau-braunen, siltigen Feinsandstein mit Rippelschichtung und in einem grau-grünen, siltigen Tonstein mit *Callipteris naumanni*.

Lauterecken F-1

Lithostratigraphie: Kusel Gruppe, ? mittlerer Abschnitt der Lauterecken Schichten.

Sedimentologie: Fährten in einem grauen, feinplattigen, tonigen Siltstein mit teilweise gelben Schichtflächen und teilweise mit Iso-podichnus über einer kompakten Feinsandstein-Bank.

Lettweiler F-1

Lithostratigraphie: Lebach Gruppe, oberster Abschnitt der Jeckenback Schichten.

Sedimentologie: Fährten in mehreren Lagen innerhalb einer grau-grün-braunen Silt-Feinsandstein-Wechselfolge im Liegenden eines dickbankigen, siltigen Feinsandsteines.

Martinstein F-1

Lithostratigraphie: Nahe Gruppe Wadern Schichten.

Sedimentologie: Fährten in roten, feinplattigen Tonsteinen mit Regentropfeneindrücken innerhalb einer Ton-Siltstein-Serie.

Meddersheim F-1

Lithostratigraphie: Nahe Gruppe, oberster Abschnitt der Grenzlager-Einheit.

Sedimentologie: Allochthoner Fund aus dem Bereich einer harten, splittigen, roten Tuffbank mit Trockenrissen an der Oberseite innerhalb einer roten Silt-Tonstein-Serie.

Monzingen F-1

Lithostratigraphie: Nahe Gruppe, Wadern Schichten.

Sedimentologie: Fährten in einer rot-grünen Tonsteinlage unter einer Feinsandstein-Bank, die auf ihrer Liegendfläche auch Fährten enthält.

Niederhambach-Burbach F-1

Lithostratigraphie: Lebach Gruppe, oberster Abschnitt der Disibodenberg Schichten.

Sedimentologie: Fährten in geodenförmigem Toneisenstein innerhalb einer grauen Siltstein-Serie.

Odernheim F-1, 2

Lithostratigraphie: Lebach Gruppe, oberer und oberster Abschnitt der Jeckenbach Schichten.

Sedimentologie: F-1 - Fährten in grauen bis grau-braunen, plattigen Siltsteinen mit teilweise rotangefärbten Schichtflächen unter massigen Feinsandsteinbänken.

F-2 - Fährten in mehreren Lagen innerhalb einer grauen bis grau-braunen Silt-Feinsandstein-Wechselfolge.

St. Wendel F-1

Lithostratigraphie: Kusel Gruppe, ? Quirnbach Schichten.

Sedimentologie: Fährten in einer rotviolettten und grünen Wechselfolge dünnbankiger Silt- und Feinsandsteine

Sien F-1, 2, 3, 4, 5

Lithostratigraphie: Nahe Gruppe, oberer Abschnitt der Grenzlager-Einheit.

Sedimentologie: F-1 - Fährten in roten Siltsteinen mit Tonsteinschichtenlagen.

F-2 - Fährten in roten, plattigen Siltsteinen mit tonigen Schichtflächen mit Regentropfeneindrücken.

F-3 - Fährten in einer dünnen, roten, tonigen Lage zwischen kompakteren Siltsteinbänken.

F-4 - Fährten in einer roten, plattig spaltenden Siltstein-Lage im Hangenden eines rauheren, sandigeren Siltsteines.

F-5 - Fährten in einem feinplattigen, roten Tonstein mit Regentropfeneindrücken, der in eine geringmächtige Ton-Siltstein-Serie zwischen zwei mehr oder weniger grobkörnigen Sandsteinbänken eingeschaltet ist.

Sobernheim F-1a, b, c

Lithostratigraphie: Nahe Gruppe, unterer Abschnitt der Wadern Schichten.

Sedimentologie:

F-1a - Fährten in roten, plattigen Siltsteinen und an der Unterseite einer festen, roten, rippelgeschichteten, siltigen Feinsandstein-Bank, vereinzelte Funde auch im Liegenden des bekannten, grünen, pflanzenführenden Siltsteines.

F-1b - Fährten auf der Unterseite einer sehr dicken, massiven, roten Feinsandstein-Bank sowie in roten, sandigen Siltsteinen.

F-1c - Fährten in zwei tonigen Lagen einer ziegelroten, meist etwas sandigen Siltstein-Serie mit tonigen Zwischenlagen, die neben Tetrapodenfährten auch Regentropfeneindrücke beinhalten.

Windesheim F-1a, b

Lithostratigraphie: Nahe Gruppe, mittlerer bis höherer Teil der Wadern Schichten.

Sedimentologie:

F-1a - Fährten in einem roten, schlecht geschichteten Siltstein im Liegenden eines mächtigen Fanglomerates.

F-1b - Fährten in einem roten, teilweise sandigen Silt, ca. 3 m unter einem mächtigen Fanglomerat und unmittelbar über einem 30-50 cm mächtigen Konglomerat. Neben Fährten treten Wurzelspuren, ?Wurmbauten und Abdrücke von Walchienzweigen auf.

Wingertsweilerhof F-1

Lithostratigraphie: Nahe Gruppe, Grenzlager-Einheit.

Sedimentologie: Fährten in einem grau-grünen, plattigen Tuff.

Duchroth F-1a, b

Lithostratigraphie: Tholey Gruppe, oberer Abschnitt der Thallichten-berg Schichten.

Sedimentologie: F-1a - Fährten in grau-grünem, z.T. feinplattigem, z.T. sandigem und unregelmäßig geschichtetem Siltstein. Neben Tetrapodenfährten kommen auch Insektenfährten vor.

F-1b - allochthoner Fund in einem grau-grünen, dünnen Sandstein-Bänken.

Oberhausen F-1

Lithostratigraphie: Kusel Gruppe, tieferer Teil der Altenglan Schichten.

Sedimentologie: Fährten in einem grauen, plattigen, z.T. sandigen und unregelmäßig geschichteten Siltstein.

2. Aktuopaldäontologische Untersuchungen

2.1. Theoretische Grundlagen zur Lokomotion niederer Tetrapoden

Wichtige Hinweise zur Bewegungsweise und Biomechanik rezenter wie auch Hypothesen zur Lokomotion fossiler Tetrapoden lieferten folgende Autoren: VON HUENE (1913), NAUCK (1924), SCHAEFFER (1941), GRAY (1944, 1968), EVANS (1946), PEABODY (1948, 1959), SNYDER (1952, 1954, 1961, 1962, 1963), URBAN (1965), HILDEBRAND (1965) PARRINGTON (1967), BELLAIRS (1969), WERNER & BROZA (1969), WALKER (1971), ZUG (1971, 1972) und KUMMER (1975). Nachfolgend werden einige für das bessere Verständnis der Lokomotion wichtige Punkte abgehandelt. Die Grundlagen hierfür stellen die Ergebnisse der oben genannten Autoren dar; außerdem werden einige auf eigenen Beobachtungen basierende Hypothesen vorgestellt. Diese angesprochenen Punkte sind:

1. Extremitätenstellung und Extremitätenlängen
2. Beckenstellung
3. Extremitätenproportionen und sich daraus ergebende Probleme
4. Allgemeine Gleichgewichtsbedingungen
5. Ursachen und Bedeutung der Lateralen Körperundulationen
6. Lokomotionsarten bei rezenten Urodelen und Lacertiliern
 - 6.1. Lokomotionsunterschiede zwischen Urodelen und Lacertiliern
7. Lokomotionsarten bei Schildkröten, Geckos und Krokodilen

2.1.1. Extremitätenstellung und Extremitätenlängen

Bei niederen Tetrapoden wie Urodelen und Lacertiliern ist der Rumpf zwischen den Extremitäten aufgehängt, Oberarm und Oberschenkel stehen mehr oder weniger horizontal vom Rumpf ab, während Unterarm bzw. Unterschenkel vertikal bis leicht lateral geneigt sind. Nach KUMMER (1975: S. 157-158) wird Muskelkraft nicht nur für die Bewegung sondern selbst für die Ruhehaltung benötigt, dabei spielen die Adduktoren des Schulter- und Hüftgelenkes eine entscheidende Rolle. Es ist bemerkenswert, daß auch die landbewohnenden Tetrapoden einen Schubantrieb besitzen, der von der Hinterextremität ausgeübt wird, die Vorderextremität ist in erster Linie Stützorgan.

Eine hypothetische Annahme ist, daß durch diese Aufgabendifferenzierung primär die Längen und Proportionen der Vorder- und Hinterextremitäten in entscheidendem Maße beeinflusst sind: da der horizontale Raumgewinn zu einem erheblichen Anteil aus der Schwingungswerte der distalen Femurartikulation und dem Betrag des möglichen "Vorgreifens" durch die distalen Extremitätensegmente resultiert,

können relativ lange Hinterextremitäten für größere "Schrittlängen" sorgen. Sollten die Vorderextremitäten nur dazu bestimmt sein, den vorderen Rumpfabschnitt zu stützen, brauchen sie diese primäre Entwicklung zu größeren Längen in diesem Umfange nicht mitzumachen. Dadurch ergeben sich jedoch sekundär andersgeartete biomechanische Probleme, die unter dem Punkt Extremitätenproportionen abgehandelt werden.

2.1.2. Beckenstellung

Nach NAUCK (1924: S. 6-20) "ergeben sich gewisse Parallelismen zwischen Becken- und Gliedmaßenstellung: steht der Oberschenkel horizontal, so bilden Becken- und Wirbelsäulenachse einen rechten oder caudalwärts offenen stumpfen Winkel miteinander. Nähert sich dagegen das Femur der Medianebene des Körpers, wobei es aus der horizontalen in eine mit den distalen Teilen abwärts gerichteten Lage sich begibt, so schließen die eben erwähnten Achsen einen caudalwärts offenen spitzen Winkel ein. (Als Beckenachse ist in diesem Falle die Verbindungslinie zwischen *Articulatio sacroiliaca* und *Acetabulum* definiert.) "Der rechte Winkel zwischen Beckenachse und Wirbelsäulenachse ist unter den lebenden Formen wenigstens annähernd von den Urodelen und einigen Reptilien beibehalten worden, während bei den "Lacertiden" die Beckenachse nach cranial rotiert ist." Nach einer ausführlichen Interpretation der bei der Lokomotion auf das Becken einwirkenden Kräfte, kommt NAUCK (1924: S. 17) zu dem Ergebnis, daß die Richtung der Hauptdruckkomponente des Beines durchaus nicht mit der Beckenachse zusammenfällt, sondern stets einen Winkel mit ihr bildet. Daher wird die Extremitätenkraft nie vollständig für die lineare Fortbewegung ausgenutzt werden können; es wird nämlich nur ein Teil dieser Kraft auf das Achsenskelett übertragen (1 in der Abb. 2), während m das Becken cranialwärts zu verschieben sucht und dadurch erst indirekt den Körper fortbewegt. Ein Teil von m wird dabei durch die der Beckenrotation entgegenwirkenden Muskelanspannung paralysiert, so daß nur der Rest von m für die lineare Bewegung in Frage kommt. Bei den "Lacertiden" führt (NAUCK: 1924, S. 19) die cranialwärts rotierte Beckenachse dazu, daß der vor der *Articulatio sacroiliaca* gelegene Lumbalteil weiter angehoben, der Schwanzteil aber dem Erdboden genähert wird. Zu dem Eigengewicht des Schwanzes gesellt sich also noch ein aktiver Faktor (t), der diesen Teil der Wirbelsäule der

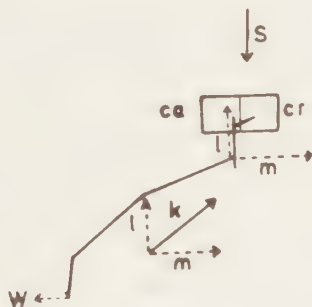


Abb. 2:

NAUCKS (1924) Analyse der Kräfte die auf das Becken eines Urodelen während der Lokomotion einwirken. Sakralwirbel, Becken bzw. Beckenachse und eine Hinterextremität sind in Seitenansicht dargestellt. ca = caudal, cr = cranial, S = Schwerkraft, W = Fußwiderstand (Reibungswiderstand), l = die vertikale, den Körper anhebende Kraft, m = Horizontalkomponente, k = Resultierende aus l und m, die schräg auf das Becken einwirkt.

Unterlage mehr oder weniger stark anpreßt. Die Funktion des Reptilienbeines, die vor allem eine schiebende ist, wird durch lebhaftes Schlängelbewegung des Schwanzes unterstützt und dieses Schlängeln kann durch das aktive Andrücken des Schwanzes besonders wirksam gestaltet werden (NAUCK: 1924, S. 20). (Dies könnte eine Erklärung für die kräftigen Schwanzschleifspuren bei den Rezentversuchen mit Lacertiliern sein.)

2.1.3. Hypothesen zu den Extremitätenproportionen

Die funktionelle Differenzierung der Extremitätenpaare in antreibende und unterstützende Organe könnte möglicherweise Ausgangspunkt für eine Entwicklung sein, die schwerwiegende biomechanische Probleme aufwirft. Sind nämlich die den Körper stützenden Vorderextremitäten mit ihren distalen Abschnitten kürzer als die entsprechenden Hinterextremitätenabschnitte, bedeutet dies bei horizontal schwingendem Femur, daß in gewissen Lokomotionsphasen das Acetabulum sich in größerer Höhe als das Glenoid befindet und die "funktionelle" Körperachse somit eine Neigung nach cranial erhält. Dadurch dürfte sich NAUCKs sicherlich horizontal wirkende Kraftkomponente m aufspalten in einen horizontalen und einen achsenparallelen Anteil (m und m' in Abb. 3); aus dem Parallelogramm der Kräfte ließe sich damit eine vielleicht geringe, so doch immerhin zusätzlich zur Schwerkraft S wirkende Kraft x ableiten, die an jedem Punkt der Wirbelsäule ansetzt und diese nach unten zu drücken sucht. (Abgesehen davon, daß von der nach NAUCK überhaupt für horizontale Fortbewegung verbleibenden Kraft m wiederum ein Teil verloren geht und die Effektivität der Lokomotion somit verringert, befindet sich ein Tetrapode mit dieser Extremitätenstellung während der Bewegung in einem ziemlich labilen Gleichgewicht, so daß derartige zusätzlich zur Schwerkraft wirkenden Kräfte zu lokomotorischen Komplikationen führen können.) Ist dazu noch ein großer, schwerer Schadel vorhanden, können sich diese Kräfte im vorderen Rumpfbereich dermaßen summieren, daß die Vorderextremitäten erheblich belastet und damit als rein statische Organe gebunden sein mögen. Für den Wirbeltierbauplan ergäben sich aus einer derartigen Kräfteverteilung folgende Konsequenzen:

1. Die Wirbelsäule muß gegen das Durchbiegen nach ventral stärker abgesichert sein, als das ohnehin der Fall ist, etwa durch die Ausbildung kräftigerer horizontaler Zygapophysen.

entgegen, was zu einer Entlastung der Vorderextremitäten beiträgt. Diese Entwicklung kann noch verstärkt werden, indem gleichzeitig der Schädel an Größe und Gewicht reduziert wird, was allerdings nur bei bestimmter Nahrungsweise möglich ist. Das bedeutet für die Vorderextremitäten insgesamt, daß sie nicht mehr ausschließlich als statische Organe gebunden sind, sondern selbst einen aktiven Lokomotionsbeitrag leisten können. Nachteilig wirkt sich hier aber aus, daß m' , die achsenparallele Kraft also entgegen der Schwerkraft aufgebracht werden muß. Möglicherweise wiegt aber die Entlastung des vorderen Rumpfabschnittes diesen Nachteil auf. Für den Wirbeltierbauplan kann dies bedeuten:

1. Die Hinterextremitäten müssen kräftiger gebaut sein, um den erhöhten Kraftaufwand aufbringen zu können.
2. Der Schultergürtel kann erleichtert werden, da hier keine so große Muskelmasse mehr benötigt wird.
3. Damit kann auch der Humerus schlanker und stabförmiger werden.
4. Die Handlängen können verringert werden, da der Belastungsdruck abnimmt.

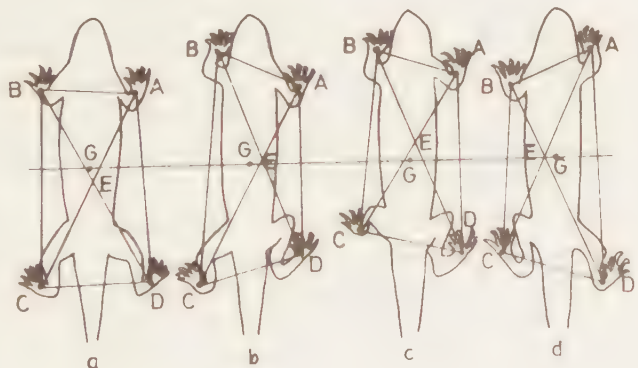
Diese Veränderungen haben allerdings nur dann einen Sinn, wenn sie gekoppelt sind mit veränderter aktiver Bewegung der Vorderextremität. Aus der Literatur sind Hinweise bekannt, die geeignet wären, diese zugegebenermaßen gewagten Hypothesen zu unterstützen. So zeichnen sich nach OLSON (1976) aktive und terrestrisch gut adaptierten fossilen Amphibien und Reptilien durch relativ lange Radien aus. Dabei scheinen Rumpflängen und Radienlängen in einem umgekehrt proportionalen Verhältnis zu stehen: nehmen die Rumpflängen zu, werden die Radien kleiner, dagegen zeigen Tiere mit kürzeren Rumpflängen relativ größere Radien.

2.1.4. Gleichgewicht und Schwerpunktlagen

Nach GRAY (1944: S. 91, 1968: S. 90-92) wird bei den meisten Amphibien und Eidechsen das Gewicht beim ruhenden Tier von der ventralen Rumpfregeion getragen, erst wenn das Tier in Bewegung ist, wird das gesamte Gewicht von den Extremitäten gestützt. Damit jeder Tetrapode sich in einem statischen Gleichgewicht befindet, muß die Resultierende aus allen vom Untergrund auf die Füße (nach oben) ausgeübten Gegenkräfte genau gleich groß wie das Körpergewicht, aber ihm entgegengerichtet sein und im Schwerpunkt des Körpers angreifen. In der Bewegung ist die Resultierende aller

äußeren Kräfte nur dann gleich Null, wenn sie über einen kompletten Bewegungszyklus hinweg durchschnittlich betrachtet wird, damit ist das Gleichgewicht im wesentlichen ein dynamisches. Diese allgemeinen Gleichgewichtsbedingungen fordern, daß der Schwerpunkt des Körpers vertikal über einem Punkt innerhalb eines Dreieckes liegen muß, das durch die Druckzentren dreier Füße gebildet wird (Abb. 4). Bei jedem Tetrapoden, dessen vier Füße gleichzeitig Bodenkontakt haben, gibt es zwei solcher Dreiecke und jedes kann - von einem mechanischen Gesichtspunkt aus betrachtet - für die entsprechende Unterstützung sorgen. Die Fähigkeit oder Nicht-Fähigkeit, eine bestimmte Extremität zu heben, zeigt Abb. 4. Liegt der Schwerpunkt innerhalb des Dreieckes ABE, kann das Tier nur eine der beiden Hinterextremitäten heben, liegt er innerhalb BEC kann eine der beiden rechten Extremitäten, innerhalb CED eine der beiden Vorderextremitäten und innerhalb DEA eine der beiden linken Extremitäten angehoben werden. Außerdem darf es keine resultierenden Kräfte geben, die den Körper um seine Längs- oder Querachse zu drehen versuchen, wenn sich das Tier in einem stabilen Gleichgewicht befinden soll.

Abb. 4:
Beziehungen
zwischen der
Befähigung zur
Lokomotion und
den verschiedenen
Schwerpunktlagen. Er-
läuterungen im
Text. Nach GRAY
1968 (S. 91)



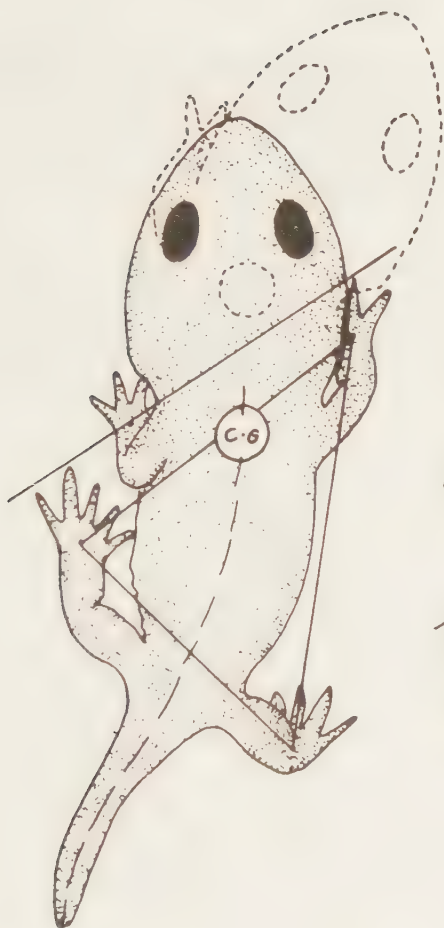
PARRINGTON (1967: S. 272) weist nachdrücklich auf die lokomotorischen Komplikationen hin, die sich dann ergeben, wenn der Schwerpunkt, wie etwa bei typischen Temnospondylen, infolge eines vergleichsweise "riesigen" Schädels und kurzen Rumpfes merklich weiter nach vorne verlagert ist. Dabei stellt sich die

Frage, wie in diesem Falle der Schwerpunkt innerhalb des von zwei Hinter- und einer Vorderextremität gebildeten Dreieckes gehalten wird, damit sich die andere Vorderextremität frei bewegen kann.

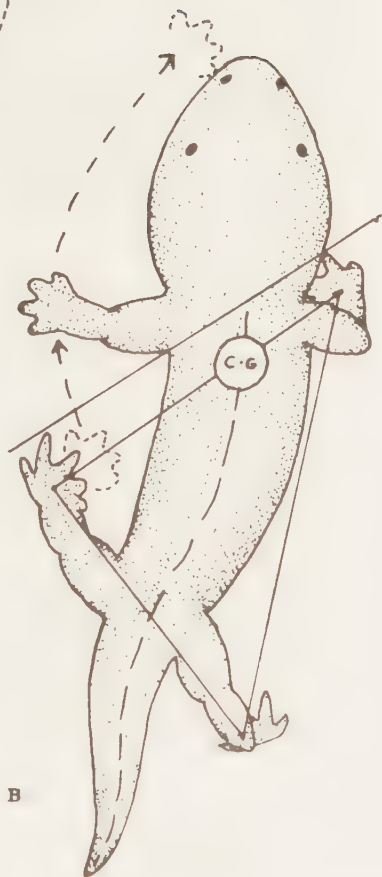
An Rekonstruktionen von Micropholis und dem nur durch Fährten bekannten Limnopus zeigt PARRINGTON recht deutlich auf (Abb. 5), daß lange bevor die linke Vorderextremität ihre neue Position erreichen kann, der Schwerpunkt mit Sicherheit die Linie "passiert" hat, die die rechte Vorderextremität mit der antreibenden kontralateralen Hinterextremität verbindet (Abb. 5 A). Die Ursache für dieses "gestörte" Gleichgewicht ist nach PARRINGTON darin zu sehen, daß der sehr große Schädel mehr als die Hälfte der präsakralen Wirbelsäule ausmacht.

PARRINGTON führt eine mögliche spezielle Gangart an, die Temnospondylen mit sehr großem Schädel erlaubt, das Gleichgewicht aufrechtzuerhalten. Bei dieser besonderen Gangart verdreht sich der vordere Körperabschnitt sehr stark, indem der Schädel und die Schulterregion in die Höhe gedrückt wird, um so den Schwerpunkt näher über das Dreieck zu bringen, das von der stationären Vorderextremität und den beiden Hinterextremitäten gebildet wird (Abb. 5 B). Durch diese Verhaltensweise würde das Tier den Schwerpunkt bis zum letzten Augenblick innerhalb des Dreieckes halten können und so Zeit haben, die freie Vorderextremität nach vorne zu schwingen, während der Körper wieder in die horizontale Lage zurückfällt.

Diese Verdrehungen der kurzen präsakralen Wirbelsäule könnten sehr heftig gewesen sein. Damit könnte auch die spezielle Struktur der Rhachitomen-Wirbelsäule erklärt sein, die für Verdrehungen prädestiniert zu sein scheint.



A



B

Abb.: 5

Rekonstruktionen von Micropholis und Limnopus; nach PARRINGTON 1967, verändert. CG = Schwerpunkt.

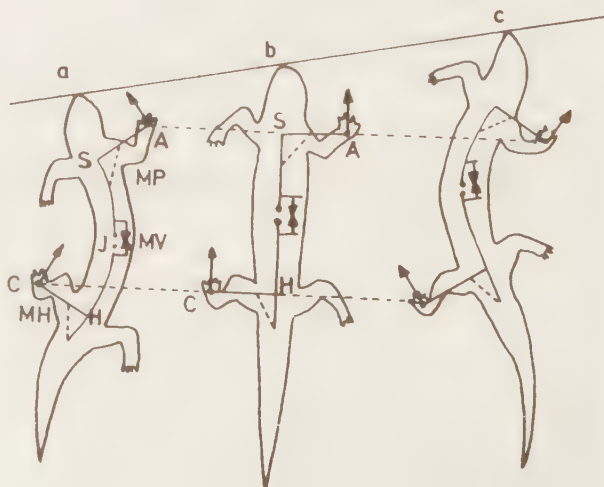
2.1.5. Ursachen und Bedeutung der lateralen Körperuntulationen

Bei beiden von EVANS (1946) beobachteten Lokomotionsarten der Urodelen (vgl. S. 22) ereignen sich laterale Körperundulationen, nur sind diese bei rascher Bewegung sehr viel intensiver (EVANS 1946: S. 266).

Die Bedeutung der lateralen Undulationen für das Vorantreiben des Körpers während der raschen Lokomotion wird von GRAY (1968: S. 123-124) näher beleuchtet. In der Abbildung 6 a sind die rechte Vorder- und linke Hinterextremität nach vorne gebracht und Hand sowie Fuß sind dem Boden aufgesetzt; der Körper ist auf der rechten Seite konvex. Die Retraktor-Muskulatur der beiden Extremitäten (MP, MH) verkürzt sich isometrisch und verbindet Schulter- und Hüftgelenkungen fest mit dem Körper; diese Muskeln ändern ihre Länge nicht. Verkürzt sich die Vertebral- und Abdominalmuskulatur der rechten Seite, entnehmen die rechte Vorder- und die linke Hinterextremität dem Boden eine nach vorne gerichtete Reaktion (Pfeile in A und C der Abb. 6). Und da Hand und Fuß sowohl mit dem Körper als auch mit dem Untergrund fest verbunden sind, wird der vordere Körperabschnitt in Uhrzeigersinn um die rechte Vorderextremität (nach vorne) herumgedreht, während der hintere Körperabschnitt entgegen dem Uhrzeigersinn um die linke Hinterextremität (nach vorne) herumgedreht wird. So lange wie keine Längenveränderung der inneren und äußeren Extremitätenmuskulatur stattfindet, wird die gesamte vorantreibende Energie von der Axialmuskulatur aufgebracht.

Abb. 6:

Fortbewegung eines Urodelen mit Hilfe isotoni-scher Kontraktion der Vertebralmuskulatur. SH, Wirbelsäule; J, Wirbelgelenkung; MV, Vertebralmuskulatur der rechten Seite; AS, mechanische Achse der Vorderextremität; CH, Achse der Hinterextremität; Nach GRAY (1968: S. 122)



Fehlen jegliche laterale Körperundulationen, sind nach GRAY (1968: S. 124) die Verhältnisse gerade umgekehrt. Jetzt verkürzt sich die Vertebralmuskulatur isometrisch und ändert ihre Länge nicht. Dadurch wird eine Verbiegung der Wirbelsäule verhindert (Abb. 7). Die gesamte vorantreibende Energie stammt nun von der Retraktor-Muskulatur der Extremitäten.

Bei einer Ausnutzung sowohl der Axial- als auch der Extremitätenmuskulatur als Antriebsquell, kann eine maximale Effektivität der vorantreibenden Kraft entwickelt werden.

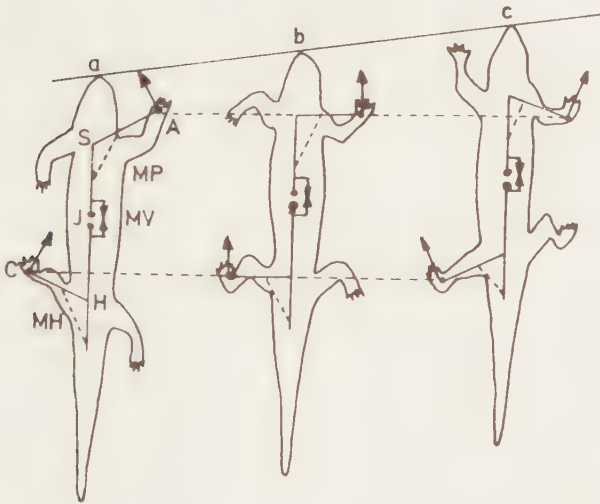


Abb. 7: Fortbewegung eines Urodelen mit Hilfe isotonischer Kontraktion der Retraktormuskulatur der Extremitäten. Abkürzungen wie in Abb. Nach GRAY (1968: S. 122)

2.1.6. Lokomotionsarten bei rezenten Urodelen und Lacertiliern

GRAY stellt (1968: S. 114) fest, daß das diagonale Muster der Extremitäten-Koordination beinahe aller Tetrapoden die Gliedmaßen befähigt, den Körper mit einem Minimum an unkompensierten "Schlinger"- und "Roll"-Bewegungen voranzutreiben. Es ermöglicht sehr langsam sich fortbewegenden Tieren zu jedem gegebenen Zeitpunkt zum Stillstand zu kommen, ohne zu "straucheln". So zeigen auch die Urodelen die diagonale Extremitätenkoordination, d.h. die jeweils sich diagonal gegenüberliegenden Hinter- und Vorderextremitäten bewegen sich mehr oder weniger in ähnlicher Phase. In der Regel besteht ein gewisser Phasenunterschied zwischen den kontralateralen Extremitätenpaaren, nach eigenen Beobachtungen kann eine der Vorderextremitäten den Bewegungszyklus einleiten und die kontralaterale Hinterextremität folgt erst mit einiger Verzögerung. Mit wachsender Geschwindigkeit besteht jedoch eine Tendenz zur Synchronisation der Bewegung diagonalen Extremitätenpaare (GRAY 1968: S. 119). Nach GRAY (S. 119) sind während der meisten Phasen des Lokomotionszyklus drei Extremitäten in Bodenkontakt, es gibt jedoch auch Phasen mit zwei oder vier Extremitäten in Bodenkontakt.

Nach EVANS (1946: S. 260) zeigen Salamander zwei unterschiedliche terrestrische Lokomotionsarten in Abhängigkeit von der jeweiligen Fortbewegungsgeschwindigkeit. Die eine ist die schnelle Lokomotion z.B. erschreckt fliehender Tiere, bei der durch die wohlentwickelte Rumpfmuskulatur sehr starke laterale Körperundulationen ausgeführt werden, die das Tier gewissermaßen über den Untergrund "schwimmen" lassen; die Reibung zwischen Boden und Körper wird dabei durch die Sekretion eines Schleimes herabgesetzt, und die Extremitäten spielen nur eine untergeordnete Rolle. Die andere Lokomotionsart ist die ungestörte und bedächtige Fortbewegung, bei der laterale Undulationen durch die Rumpfmuskulatur zwar auch erfolgen, aber die Extremitäten eine wesentlich größere Rolle spielen. Fehlende Schleifspuren des Rumpfes zeigen an, daß die Extremitäten stark genug sind, den Rumpf zu tragen.

Das beschriebene diagonale Muster bezieht sich nur auf die Koordination zwischen Hinter- und Vorderextremitäten. Jede einzelne Extremität durchläuft dagegen einen Zyklus, der sich in zwei Phasen gliedert. Diese Phasen sind die den Körper vorantreibende "propulsive" und die "recovery" Phase, bei der die Extremitäten wieder

nach vorne schwingen. (Hier sollen die in der angelsächsischen Literatur allgemein gebräuchlichen Begriffe beibehalten werden, da sie kürzer und prägnanter sind als jede deutsche Umschreibung.) Der Bewegungsablauf der Hinter- und Vorderextremitäten ist nach EVANS (1946: S. 265) grundsätzlich ähnlich mit der Ausnahme, daß die Vorderextremität während der "recovery" Phase nicht so hoch erhoben wird wie die Hinterextremität, und im Gegensatz zur Fußsohle wird die Handsohle nicht seitwärts gerichtet. Dennoch sollen hier die Beobachtungen wiedergegeben werden, die sowohl EVANS (1946: S. 263) über den Bewegungsablauf der Vorderextremitäten als auch SCHAEFFER (1941: S. 412-414) über den Bewegungsablauf einer Hinterextremität machte. Beide Autoren ergänzen sich in Einzelheiten.

Bewegungsablauf der Vorderextremität nach EVANS (1946:S.263):

Die "propulsive" Phase beginnt, sobald die Hand auf den Boden gesetzt wird, wobei die Hand gegen den Boden gebeugt ist, um die Reibung zu vergrößern und die Kraftübertragung effektiver zu gestalten. Der Humerus wird durch die Muskulatur nach hinten gezogen, während Unterarm und carpo-meta-carpal-Bereich gebeugt werden. Beim Rückwärtsschwingen bewegt sich der Humerus in einer mehr oder weniger horizontalen Ebene und am Ende der Phase bildet er einen Winkel von 38 Grad mit der Körperlängsachse. Beim Abheben der Hand vom Substrat verlieren die Zehen im Falle von Triturus granulosus in der Reihenfolge IV, I, III, II den Bodenkontakt (für die Hinterextremität gibt es keine entsprechende Beobachtung). Während beinahe der gesamten Phase sind Ellbogen und Carpalregion gebeugt, erst am Ende der Phase sind sie etwas gestreckt. Das Abheben der Zehen vom Substrat initiiert die "recovery" Phase, bei der der Humerus nach vorne in eine 45 Grad Position zur Körperlängsachse schwingt. Der Ellbogen ist während der gesamten Phase gebeugt, die Zehen nur an ihrem Anfang. Gegen Ende der Phase beginnen sich die Hand und die Zehen zu "strecken" oder zu "entrollen". Das Aufsetzen der Hand auf das Substrat bezeichnet das Ende der "recovery" und den Beginn der "propulsiven" Phase.

EVANS bewies in seiner Arbeit die aktive Teilnahme der Vorderextremität an der Lokomotion. Dies kommt auch in meinen eigenen Beobachtungen und Messungen dergestalt zum Ausdruck, daß bestimmte Fahrtengrößen bei den Vorderextremitäten stets höher sind als die entsprechenden Werte der Hinterextremitäten. Eine lokomotorische

Besonderheit konnte bei Salamandra salamandra beobachtet werden, der (in extremen Situationen) befähigt ist, Humerus und Femur aus der horizontalen Schwingungsebene in eine stärker vertikale Ebene zu bringen, wodurch ein größerer Raumgewinn erzielt wird.

In einer wertenden Betrachtung der einzelnen Extremitätenabschnitte stellt EVANS (1946: S. 265) fest, daß der Oberarm das eigentliche antreibende Element der Extremität ist. Er ist der "Antriebshebel", welcher - in einer horizontalen Ebene nach vorne und zurück schwingend - den Körper vorwärtstreibt. Der Unterarm agiert als ein untergeordneter Hebel, der die Schubkraft vom Oberarm an das Widerlager, das Substrat, übermittelt. Er trägt auch das Körpergewicht, welches über die innen gelegene Radius-Seite des Unterarms an die Hand und von dieser an das Substrat weitergeleitet wird. Die Hand stellt die erweiterte Basis dieser gewichtstragenden "Säule" (Unterarm) dar und trägt wenig zu dem Antriebsschub bei. Sie dient als Reibungspolster, um ein Abrutschen nach rückwärts zu verhindern; unterstützt wird sie hierin durch das Körpergewicht und die Flexoren der Zehen, welche die Zehen fest gegen den Untergrund gepreßt halten. Während der Lokomotion hinterlassen nur die Zehen Eindrücke.

Eine ausgezeichnete Beschreibung des Bewegungsablaufes der linken Hinterextremität findet sich bei SCHAEFFER (1941: S. 412-414):

"Die "propulsive" Phase (Abb. 8, Ziffern 1-2), beginnt sofort nachdem die Fußsohle Bodenkontakt gewonnen hat. Die Flexor-Muskulatur drückt den Fuß gegen den Boden und macht so aus Unterschenkel und Fuß eine Art stationären Drehpunkt, über welchem das Femur rotiert. Der Körper ist immer mehr oder weniger auf der Seite konkav, auf welcher die Hinterextremität gerade die "propulsive" Phase beginnt. Diese Krümmung verkleinert die Körperlänge auf dieser Seite und vergrößert somit die "Schrittlänge" der Hinterextremität.

Bewegt sich der Körper nach vorne, dann wird die Extremität hauptsächlich durch die Einwirkung des Coccygeo-Femoralis-Muskelkomplexes relativ dazu nach hinten bewegt. Währenddessen rollt sich der Fuß allmählich vom Boden ab, wobei an den transversalen Bewegungsplanen des Fußes Beugung stattfindet. Der Fuß bleibt in Bodenkontakt, bis die letzte Phalange des längsten Zehes mit der Sohlen-Seite nach oben gewendet worden ist. Damit wird die

größtmögliche vorantreibende Wirkung erzielt. Sobald die Tarsus-Region sich vom Boden gelöst hat, beginnt sich die Dorsal-Seite des Fußes seitwärts zu drehen, bis mittlerweile alle Zehen frei sind und der Fuß sich in einer vertikalen Position befindet.

Die "recovery" Phase (Abb. 8, Ziffern 3-6) ist vergleichsweise kompliziert, da die Extremität nicht nur einen Bogen von nahezu 180 Grad bewältigen, sondern der Fuß wieder in eine geeignete Position gebracht werden muß, um den Bodenkontakt für den nächsten Antriebsschub wiederherzustellen. Die Oberschenkel-Muskulatur, insbesondere der Pubo-ischio-femoralis internus ist an der Vorwärtsbewegung der gesamten Extremität beteiligt. Der Fuß selbst wird durch die Unterschenkel- und innere Fußmuskulatur in Position gebracht. Die proximalen und distalen Extremitätenabschnitte werden als eine Einheit nach vorne gebracht, bis sie gerade eben über eine 90 Grad Stellung zum Körper hinaus sind. Ungefähr in dieser Stellung erfolgt die Beugung im Kniegelenk.

Bis hierhin blieb der Fuß nach hinten gerichtet, da es noch keine aktive Beteiligung der Extensoren gab. Die Zehen werden adduziert, sobald der Fuß den Boden verläßt und verbleiben so, bis kurz vor Beginn der vorwärtstreibenden Phase. Mit fortgesetzter Vorwärtsbewegung des Oberschenkels im Verein mit der Beugung des Unterschenkels wird die Extremität sehr rasch mit einer Art "Kraul-Schlag" in eine nach vorne gerichtete Position gebracht. Ungefähr in dem Stadium, in welchem das Knie gebeugt ist, beginnen die Extensoren zu arbeiten und der Fuß wird "entrollt". Andere Muskeln wirken auf den Fuß ein und bringen ihn in eine körperparallele Position. Sobald der Fuß nach vorne gebracht ist, werden die Zehen abduziert, und der Fuß wird sehr schnell auf den Boden abgesenkt. Bemerkenswert ist die extreme Biegsamkeit des Fußes, sie erlaubt einige Variationen bei der Platzierung des Fußes während des Zyklus, insbesondere dann, wenn sich das Tier langsam fortbewegt.

Was die Bewegungsabläufe bei fossilen Formen angeht, so verweist SCHAEFFER (1941, S. 414) zunächst auf die Autoren GREGORY & CAMP (1918), die herausstellten, daß permische Reptilien permanent gebeugte Knie-Gelenke hatten. Dies scheint nach SCHAEFFER auch auf die Labyrinthodontia zuzutreffen. Zum Beispiel ist die distale Articulationsfläche des Femurs von Eryops mehr ventral als terminal.

Diese permanente Beugung würde die Extremitätenbewegung während der Lokomotion gegenüber der oben beschriebenen Art und Weise etwas modifizieren. Die "Schrittlänge" würde nicht so groß sein und die Extremität insgesamt könnte am Ende der "recovery" Phase nicht entsprechend weit nach vorne reichen. Die Zeitspanne der "propulsive" Phase würde ebenfalls kürzer sein, da zum Abschluß der Phase das Bein nicht ganz ausgestreckt werden kann. Und schließlich würde der von der Extremität während des Antreibens beschriebene Bogen sehr viel näher beim Körper liegen und würde gleichzeitig dem Boden sehr viel stärker genähert sein, anstatt daß das Acetabulum in die Höhe gedrückt wird wie bei den Caudata. Der Fuß selbst muß sich in ganz ähnlicher Weise bewegt haben wie bei den Caudata.



Abb. 8: "Propulsive" (Ziffern 1-2) und "recovery" (Ziffern 3-6) Phase eines caudaten Amphibiums nach SCHAEFFER (1941: S. 414)

Weiter weist SCHAEFFER (1941, S. 414-417) darauf hin, daß bei solch schweren Tieren wie Eryops die Tarsus-Elemente sehr viel mehr würfelförmig sind als bei Trematops. Dies würde auf eine engere Artikulation der Knochen untereinander und damit konsequenterweise auch auf eine Minderung der Biegsamkeit des Fußes hindeuten. So erhellt sich daraus, daß die leichter gebauten Labyrinthodontia ihre Extremitäten, insbesondere den Fuß in ganz ähnlicher Weise bewegen konnten wie die Caudata. Dagegen verfügten die schwerer gebauten Typen nur über eingeschränkte Bewegungsmöglichkeiten mit weniger effektivem Antrieb.

Obwohl das Femur der primitiven Tetrapoden zweifellos einen größeren Grad an Bewegungsfreiheit besessen hatte als der Humerus, muß nach SCHAEFFER daran gezweifelt werden, ob es bei beginnendem Antreiben weiter nach vorne gerichtet war als der Humerus. Soll der Körper in einer gleichmäßigen Bahn gehalten werden, müssen nämlich Humerus und Femur während des Zurückziehens mehr oder weniger in derselben Phase schwingen, bzw. eine gleich große Schwingungsweite besitzen.

Quadrupede Lokomotion bei Lacertiliern

In Abhängigkeit von der jeweiligen Fortbewegungsgeschwindigkeit unterscheidet SNYDER (1952: S. 66) bei quadrupeden Eidechsen die Gangarten: "walk", "running walk", "trot" (und "rapid trot"). Beim "walk" gibt es demnach Phasen, in denen alle vier Extremitäten gleichzeitig Bodenkontakt haben können. Der "running walk" dürfte dem diagonalen Muster GRAYs entsprechen, bei welchem der Körper meist durch drei Extremitäten unterstützt wird. Nimmt die "Schrittlänge" zu, wechselt der "running walk" in den "trot" über, welcher nach SNYDER das Grundmuster der Extremitätenaktion bei quadrupeden Eidechsen ist. Der "trot" ist charakteristisch für solche Eidechsen, die zu rascher Lokomotion, d.h. zur Fortbewegung mit einer Geschwindigkeit über der des "walk" befähigt sind (SNYDER 1954: S. 2). Dabei wird die Unterstützung des Körpers nur noch von zwei diagonal gegenüberliegenden Extremitäten gewährleistet; und die Hinterextremität gewinnt Bodenkontakt vor der kontralateralen Vorderextremität. (Der "rapid trot" geht bei gewissen langbeinigen Eidechsen mit schweren Schwänzen in die bipede Gangart über.) SNYDER weist nachdrücklich darauf hin, daß bei jeder Geschwindigkeit über der des "walk" die Vorderextremitäten nie gleichzeitigen Bodenkontakt haben wie bei gewissen asymmetrischen Gangarten von Säugern ("Handgalopp" und Galopp). Dies zeige, daß "walking", "trotting" und "bipedal running" der Eidechsen im Grunde genommen symmetrische Gangarten sind.

URBAN (1965: S. 514) unterscheidet dagegen bei teiiden Eidechsen nur zwei quadrupede und eine bipede Gangarten, und zwar: "quadrupedal walk", "quadrupedal fast" und "bipedal run". Die Definition für "quadrupedal walk" und "quadrupedal fast" basiert auf der zeitlichen Abfolge der Extremitätenaktionen. "Quadrupedal walk" bedeutet, daß in einem Zyklus die Hand vor dem kontralateralen Fuß den Bodenkontakt verliert und ihn auch wieder gewinnt. Verliert der Fuß zuerst den Bodenkontakt, liegt "quadrupedal fast" vor, was SNYDERs "running walk" und "trot" beinhaltet.

Bewegungsabläufe bei Vorder- und Hinterextremitäten

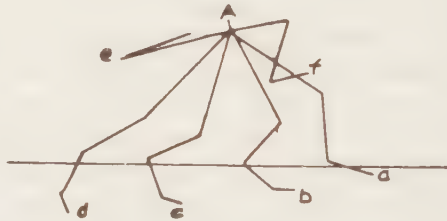
Das Grundmuster des Bewegungsablaufes scheint nach SNYDER (1952: S. 64) bei allen vier Extremitäten gleich zu sein. SNYDER gibt (1952: S. 64 und 1954: S. 2) eine ausführliche, wenn auch in Einzelheiten oft etwas unklare Beschreibung des Bewegungsablaufes

einer Hinterextremität über einen kompletten lokomotorischen Zyklus ("propulsive" und "recovery" Phase) hinweg betrachtet.

Die Abbildung 9 wurde SNYDER (1954: S. 2) entnommen und soll die Bewegungsabläufe verdeutlichen helfen. Die "propulsive" Phase beginnt, sobald der Fuß in plantigrader Haltung dem Boden aufgesetzt ist. Sowohl Fuß als auch Unterschenkel sind gestreckt, während das Femur gebeugt ist (Abb. 9 a).

Abb. 9:

Bewegungsabläufe einer Hinterextremität während "propulsive" und "recovery" Phase. Nach SNYDER (1954: S. 2).



Beim Zurückziehen der Extremität wird der Fuß zunehmend gegenüber dem Unterschenkel gebeugt (Abb. 9 b). An dem Punkt, wo die größte Schubkraft übertragen wird (Abb. 9 c), kommt es zu beachtlichen Beugungen an den Gelenken zwischen Metatarsus und Phalangen, gefolgt von einer Streckung des Fußes, wenn die Antriebskraft an den Boden übertragen wurde. Die Beendigung der "propulsive" Phase erfolgt mit der Streckung aller freien Extremitätensegmente, so daß Femur und Unterschenkel beinahe eine gerade Linie bilden (Abb. 9 d). Die "recovery" Phase beginnt, wenn der Fuß den Boden verläßt, einhergehend mit einer Beugung des Ober- und Unterschenkels (Abb. 9 e). Größtmögliche Beugung des Oberschenkels, verbunden mit seiner Adduktion dient dazu, die distalen Extremitätenabschnitte (mit nach oben gerichtetem Fußrücken) nach vorne zu schwingen (Abb. 9 f). Und schließlich läßt die Streckung von Ober- und Unterschenkel den Fuß zum Boden zurückkehren.

Die Extremitäten beschreiben also weite, elliptische Bögen während "propulsive" und "recovery" Phase und arbeiten primär in einer horizontalen Ebene.

Der Fuß wird bei langbeinigen Arten (SNYDER 1952: S. 66) wie Amphibolurus, Crotaphytus und Gambelia mit direkt nach vorne oder mit bis zu 20 Grad zur Seite hin orientierten Zehen dem Boden aufgesetzt. Bei Sceloporus und Cnemidophorus zeigen die Zehen stärker nach außen (50 Grad und mehr). Wenn sich die Hinterextremität durch die "propulsive" Phase bewegt, rotiert der Fuß auf dem Boden

seitwärts, wobei die Schubkraft zunehmend seitwärts und rückwärts gerichtet wird. Dieses Phänomen wurde von SCHAEFFER (1941: S. 440) bei Anolis ebenfalls beobachtet. Während "recovery" Phase sind sowohl Hinter- als auch Vorderextremitäten erhoben und werden seitwärts geschwungen, während die Füße ? und Hände sich in Pronation befinden, um die geeignete Position für das Aufsetzen zu gewinnen.

SCHAEFFER (1941: S. 440) führt die charakteristische Art und Weise, mit der sich die Hinterextremitäten der typischen Eidechsen während der Lokomotion bewegen, auf die Struktur des Femurs zurück. Die Querachse des Femurkopfes ist nämlich während dem größten Teil der "propulsive" Phase dem Untergrund parallel orientiert. Jedoch ist der distale Abschnitt des Femur im Uhrzeigersinn um 40 bis 50 Grad gegen die Längsachse des Schaftes verdreht (im Falle des rechten Femurs). Die Gelenkfläche für die Tibia ist daher ventrocaudal orientiert und zwingt so den Unterschenkel, ebenfalls ventrocaudal ausgerichtet zu sein. Daraus erklärt sich die Tatsache, daß bei vielen Eidechsen die Knie während der "propulsive" Phase beinahe den Boden berühren. Der Femurschaft kann am Beginn der "propulsive" Phase der Körperlängsachse nahezu parallel gestellt werden, da der Femurkopf um etwa 30 Grad von der Längsachse des Schaftes medial und horizontal abbiegt.

Die Struktur des Tarsus und die gleiche Länge von Tibia und Fibula erlauben nach SCHAEFFER nicht, daß der Fuß nach vorne gerichtet ist, wenn nicht der Unterschenkel gleichzeitig nach vorne orientiert ist wie etwa beim Beginn der "propulsive" Phase. Daher ist der Fuß mit fortschreitender "propulsive" Phase gezwungen, eine gegenüber der Körperlängsachse rechtwinklige Position einzunehmen. Die Stellung des Fußes ist am Beginn der "propulsiven" Phase vielen Variationen unterworfen. Indem Anolis über eine raue, geschwarzte Oberfläche lief, die mit einer dünnen Schicht eines weißen Puders bedeckt wurde, konnte gezeigt werden, daß der Fuß, obwohl er zu Beginn der Lokomotion beinahe nach vorne ausgerichtet war, in eine rechtwinklige Stellung rotierte, als das Bein nach hinten schwang. Der Körper ist wie auch bei den Chamäteon während der Lokomotion über dem Grund erhoben, wenn auch der relativ sehr lange Schwanz nachgezogen wird.

2.1.6.1. Unterschiede zwischen der Urodelen- & Lacertilier-Lokomotion

Nach SNYDER (1952: S. 67) ist bei den Eidechsen die Aktion beider Extremitätenpaare ganz ähnlich der von EVANS (1946) und SCHAEFFER (1941) beschriebenen Extremitätenaktion bei Triturus mit der Ausnahme, daß die Bewegung viel schneller ist, und daß die Amphibien die Füße nicht in Pronations-Stellung bringen.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen Urodelen- und Lacertilier-Lokomotion ist allerdings in der unterschiedlichen Extremitätenkoordination zu sehen (vgl. dazu BELLAIRS 1969: S. 71). Die caudaten Amphibien bevorzugen das diagonale Muster, bei welchem drei oder auch vier Extremitäten gleichzeitig Bodenkontakt haben können und so für eine stabile Lage sorgen. Nach BELLAIRS (1969: S. 71) wenden auch Reptilien bei langsamer Fortbewegung dieses diagonale Muster mit einigen Modifikationen an. Skinke, andere kurzbeinige Eidechsen und Schildkröten scheinen ebenso auf diese Art und Weise recht schnell vorwärts zu kommen. Aber wenn Reptilien mit längeren Extremitäten ihren Gang beschleunigen, fallen sie in den "trot", bei welchem der Körper nur noch von zwei Extremitäten zu jedem beliebigen Zeitpunkt gestützt wird. Und dies sind diagonale Extremitätenpaare: linke Vorder- und rechte Hinterextremität oder umgekehrt. Bei bestimmten Eidechsen, bei denen die Hinterextremitäten beträchtlich länger sind als die Vorderextremitäten, gibt es sogar Phasen, wo beide Vorderextremitäten und eine Hinterextremität gleichzeitig keinen Bodenkontakt haben.

GRAY (1968: S. 156) führt die oben erwähnte schnellere Bewegung der Eidechsen grundsätzlich auf die robustere und kräftigere lokomotorische "Ausstattung der Eidechsen gegenüber den Urodelen zurück. Diese verleiht dem Tier größere Behendigkeit und Geschwindigkeit. Im Vergleich zu den Amphibien erreichen die Eidechsen nicht nur eine größere Geschwindigkeit, sondern auch eine viel größere Beschleunigung und Befähigung zu plötzlichen Änderungen ihrer Fortbewegungsrichtung. So können sie sich sogar auf einer vertikalen Fläche vorwärtstreiben. Die Befähigung, diese bemerkenswerte Kunststücke zu vollbringen, hängt von der Stärke der Extremitätenmuskeln und von der Geschwindigkeit ab, mit der sich die angespannten Muskeln verkürzen. Die antreibende Kraft, die eine Extremität auf den Körper übertragen kann, wird durch die Kraft begrenzt, die der Fuß gegen den Boden ausüben kann. Daher hängt das Vermögen einer Eidechse zu sehr rascher Beschleunigung des Körpers von der Fähigkeit der Krallen ab, sich fest

mit dem Untergrund zu verbinden, um so für einen festen Stützpunkt zu sorgen, damit die Extremitäten als kraftvolle, vorwärtstreibende Hebel genutzt werden können.

2.1.7. Lokomotionsarten bei Schildkröten, Geckos und Krokodilen

Vorbemerkungen: Der Vollständigkeit halber soll hier kurz auf die Lokomotionsarten bei Schildkröten, Geckos und Krokodilen eingegangen werden. Dies ist deshalb wichtig, da zum Teil einige Abweichungen von den bisher bekannten Lokomotionsarten auftreten, oder bekannte Lokomotionsarten mit anderen Termini belegt wurden.

Schildkröten: Einige Autoren wie HILDEBRAND (1965), WALKER (1971) und ZUG (1972) bezeichnen das Diagonale Lokomotionsmuster der Schildkröten auch als "a lateral sequence, diagonal couplet walk" oder "lateral sequence gait". Aus einer eingehenden Beschreibung eines Lokomotionszyklus der Schildkröte Chrysemys picta marginata durch WALKER (1971: S. 198-199) wird klar, auf welche Bewegungsphasen sich die Termini "lateral sequence" und "diagonal couplet walk" beziehen. Die Beschreibung geht von einem Stadium aus, wo die linke Hinterextremität gerade Bodenkontakt gewonnen hat, die übrigen drei Extremitäten aber alle gerade noch in Bodenkontakt sind. Damit wird das Gleichgewicht von zwei sich überlappenden Dreiecken im Sinne GRAYs gewährleistet. Im darauffolgenden Stadium wird die linke Vorderextremität nach vorne bewegt; jetzt liegt der Schwerpunkt innerhalb des Dreieckes, das von den übrigen drei in Bodenkontakt stehenden Extremitäten gebildet wird. Bevor die linke Vorderextremität Bodenkontakt gewinnt, verläßt die rechte Hinterextremität den Boden, für einen kurzen Augenblick wird der Körper also nur noch durch zwei Extremitäten unterstützt und der Schwerpunkt liegt auf der Verbindungslinie dieses diagonalen Extremitätenpaares. Kurz darauf erlangt die linke Vorderextremität Bodenkontakt, und das Gleichgewicht wird wieder durch ein Dreieck (linke und rechte Vorder- sowie linke Hinterextremität) aufrechterhalten. Unmittelbar danach wird die rechte Hinterextremität dem Boden aufgesetzt, die linke Hinterextremität ist aber immer noch in Bodenkontakt. Somit besteht eine zur Ausgangssituation spiegelbildliche Situation mit wiederum zwei Unterstützungs-Dreiecken. Der Ausdruck "lateral sequence" bezieht sich in dieser Abfolge darauf, daß dem Aufsetzen der linken Hinterextremität das Aufsetzen der Vorderextremität derselben Seite folgt. Dagegen bezieht sich der Begriff "diagonal

couplet" darauf, daß die rechte Hinterextremität unmittelbar nach der linken Vorderextremität aufgesetzt wird. Damit stellen diagonale Extremitätenpaare quasi zeitlich gekoppelte Paare dar.

Nach ZUG (1972: S. 439) beeinträchtigt der Schildkrötenpanzer diese Abfolge nicht. Lediglich die Zeitspannen der Körperunterstützung sind bei jeder Extremität unregelmäßig, und diese Unregelmäßigkeit mag von dem Panzer herrühren, beispielsweise von seinem Gewicht oder von der durch ihn etwas modifizierten Extremitätenstellung.

Geckos:

WERNER & BROZA beschreiben (1969: S. 349-355) verschiedene, sehr interessante Extremitätenstellungen bei ruhenden und sich fortbewegenden Geckos. Bei kletternden Arten (z.B. Ptyodactylus hasselquistii DONNDORF) können die relativ langen Extremitäten zu gelegentlichen Sprüngen benutzt werden, aber bei normaler Lokomotion dienen sie nicht dazu, den Körper vom Untergrund abzuheben, das heißt ihr Bauch wird sehr dicht über dem oft senkrechten Substrat getragen, was sinngemäß als "angepreßte" Stellung beschrieben wird. Dabei sind die Extremitäten zu den Seiten ausgestreckt und bewegen sich ungefähr in einer dem Substrat parallelen Ebene. In dieser Stellung ruhen sie auch.

Bodenlebende Arten ruhen öfters in der "angepreßten" Stellung, aber gewöhnlich bewegen sie sich mit über dem Substrat erhobenem Körper fort, was als "halb-erhobene" Stellung (semi erect posture) bezeichnet wird. Dabei sind ihre üblicherweise langen Extremitäten so gebogen, daß Oberarm und Femur sich in einer mehr oder weniger horizontalen Ebene bewegen, Unterarm und Unterschenkel aber in einer vertikalen. Dies ist die normale Lokomotionsstellung der Sauria; der "semi-erect"-Effekt wird durch die Länge der Extremitäten erzielt.

Der gelegentliche Kletterer Tropiocolotes steudneri aus der Wüste SE-Israel's geht für gewöhnlich mit gebogenen Extremitäten und mit über dem Substrat erhobenen Bauch. Seine "semi-erect"-Stellung hält er auch auf steil geneigtem Untergrund (bis ca. 45 Grad) aufrecht. Auf vertikalem Untergrund wurde dagegen beobachtet, wie er sich in "angepreßter" Haltung fortbewegt.

Drei ausschließliche bodenbewohnende Geckos Israel's Ceramodactylus petrii und Stenodactylus sthenodactylus wurden in Gefangenschaft

beobachtet, wo sie in "angepreßter" halb erhobener oder ganz erhobener Stellung ruhten. Bei der letzteren sind die Vorderextremitäten beinahe gerade gestreckt und die Hinterextremitäten nur leicht gebogen. In Gefangenschaft bewegten sich die Tiere beinahe unverändert in der halb-erhobenen Stellung fort, den Rumpf deutlich vom Substrat abgehoben. Auch in Freier Natur laufen sie mit gebeugten Extremitäten, wenn sie bei Nacht aufgeschreckt flüchten. Es gibt jedoch Beweise, daß C. doriae und S. petrii sich auch in "ganz erhobener" Haltung über eine beträchtliche Entfernung hinweg fortbewegen können. Die im Sand hinterlassenen Fährten dieser Geckos zeigten nämlich einen bemerkenswert schmalen Zwischenraum der gegenüberliegenden Extremitäten. Das läßt vermuten, daß sich diese Tiere wahrscheinlich aufgerichtet fortbewegten. Über die hypothetische Funktion der halb erhobenen und erhobenen Lokomotion vergleiche WERNER & BROZA (1969: S. 351-352).

Krokodile:

Eine frühe, ausführliche Beschreibung der Lokomotionsarten bei Krokodilen stammt von Von HUENE (1913: S. 468-472), der dazu die im Mai 1913 im Frankfurter Zoo vorhandenen Exemplare von Osteolaemus tetraspis, Crocodylus niloticus und Alligator mississippiensis beobachtete. Bei langsamer Bewegung wird der Körper auf dem Boden schleifend vorgeschoben. Bei etwas rascherer, zielbewußter Gangart sowie beim Laufen wird der Körper durch die Extremitäten hochgehoben; Kopf, Körper und Schwanz mit Ausnahme von dessen Spitze werden dann etwa um die Länge des Unterschenkels über dem Boden getragen. Dabei bewegen sich die Extremitäten vollkommen frei und voneinander unabhängig, grundverschieden von der schlängelnd schiebenden Bewegung der Molche, in der Abwechslungsfolge des Vorrückens einigermaßen ähnlich derjenigen hochbeiniger Säugetiere ... Sind die Krokodile in großer Eile, so machen sie Sprünge, indem sie mit allen vier Füßen zugleich sich in die Luft werfen und sich dann auf den Bauch fallen lassen. Mit der Vorderextremität werfen sie sich bei dieser Gelegenheit nur in die Höhe, einen Moment später setzt die Tätigkeit der Hinterextremitäten ein, diese schnellen das Tier zwar auch in die Höhe, aber zugleich auch vorwärts. ... Man kann die Mechanik des Krokodilsprunges mit einem vorne schweren Wurfspieß vergleichen, dessen Spitze in die Höhe gerichtet sein muß, ehe die Beschleunigung eintritt.

Nach SCHAEFFER (1941: S. 443) besitzen Krokodile zwei Lokomotionsarten, eine für rasche und eine für langsame Fortbewegung. Bei langsamer Fortbewegung wird der Körper über den Boden geschleppt und die Extremitäten werden in einer sehr eidechsenähnlichen Weise bewegt. Bei rascher Fortbewegung jedoch, wird der Körper über den Boden erhoben, und das Femur schwingt mehr in einer vertikalen Ebene nach hinten. Die Fähigkeit der Krokodile, den Körper im Vergleich mit den Eidechsen relativ weit vom Boden abzuheben, mag mit der extensiven Entwicklung des Pubo-ischio-femoralis externus und des Adductor femoris verbunden sein.

Eine weitere ausführliche Beschreibung der Lokomotionsarten von Krokodilen stammt von BELLAIRS (1969: S. 71-72): Demnach verfügen die Krokodile neben der langsamen, kriechenden Fortbewegung über eine beschleunigte, kriechende Fortbewegung, die oft zu beobachten ist, wenn aufgeschreckte Tiere die Uferbank hinab ins Wasser flüchten. dabei "rodeln" sie quasi mit dem Bauch über den Boden. Der erwähnte "high walk" dürfte mit v. HUENES "Laufen" identisch sein. Hierbei wird der Bauch deutlich über den Boden erhoben und die pendelartig nach vorne und hinten schwingenden Extremitäten sind nach innen und unter den Körper gezogen. Gemäß der größeren Länge der Hinterextremitäten erhält der Körper eine geringe Neigung von den Hüften ab nach vorne. Die Extremitäten sind in ihren Bewegungen diagonal koordiniert und bewegen sich nicht, wie v. HUENE annimmt, voneinander unabhängig. Gelegentlich könne man auch Monitor-Eidechsen mit einer ähnlichen Art von "high walk" umherrennen sehen. Aber generell gesehen fehlt den Eidechsen die Fähigkeit, die Extremitäten an die Körperseiten heranzuziehen; dies hängt bei den Krokodilen mit der extensiven Entwicklung von Muskeln wie etwa dem Adductor femoris zusammen, welcher vom Becken zur Ventralfläche des Femurs zieht.

Neben der hochbeinigen Gangart wenden die Krokodile - allerdings etwas seltener - einen Galopp an. Dabei arbeiten Vorder- und Hinterextremitäten als symmetrische Paare zusammen, d.h. die Hinterextremitäten werden nach vorne unter den Bauch gebracht und die Vorderextremitäten stoßen sich nach hinten vom Untergrund ab. Mit dem Galopp können geschätzte Geschwindigkeiten von 7 oder 8 Meilen pro Stunde erreicht werden. Beobachtet wurde der Galopp nur bei Individuen unter 2 m Länge.

2. Experimente

2.2.1. Vorbemerkungen zu den Versuchen

Morphologische Konvergenzen lassen oft eine zweifelsfreie Klassifizierung und systematische Zuordnung von Fährten nicht zu. So ist es unerläßlich, neben der rein morphographischen Arbeitsweise eine quantitative, statistische Fährtenuntersuchung durchzuführen. Die Grundlagen dazu wurden von PEABODY (1959) durch seine ausgezeichneten Untersuchungen an nordamerikanischen Urodelen und deren im Experiment erzeugten Fährten gelegt. In Weiterführung dieser Arbeitsrichtung begann ich ebenfalls mit der experimentellen Fährten-erzeugung.

Die Versuche mit lebenden Tieren wurden unter zweierlei Gesichtspunkten in Angriff genommen: Einmal sollten Messungen und Beobachtungen an den Tieren selbst sowie an ihren Fährten zu einer Klärung der Frage beitragen, welche Beziehungen zwischen Körper- und Fährtenproportionen bestehen, bzw. inwieweit die Körperproportionen in den Fährtenproportionen wiederzufinden sind. Andererseits sollte festgestellt werden, wie stark die Art und Beschaffenheit des Untergrundes sowohl die Morphologie der Fährten als auch ihre quantitativen Merkmale beeinflusst.

Als Versuchstiere wurden die einheimischen Urodelen bevorzugt, da sie einerseits noch den primitiven Lokomotionsmodus mit mehr oder weniger horizontal schwingenden Femora und Humeri zeigen, andererseits sich bei ihnen sowohl physiologisch als auch funktionsmorphologisch unterschiedliche Grade terrestrischer Adaptation erkennen lassen. Physiologisch am stärksten an das Landleben angepaßt ist sicherlich der Alpensalamander (Salamandra atra), der sogar lebende Junge zur Welt bringt, während der Feuersalamander (Salamandra salamandra) lebende Larven ablegt. Im Gegensatz zu den Salamandern haben sich die Molche nicht vollständig von ihrer aquatilen Phase lösen können. Sie leben wohl die meiste Zeit auf dem Lande, müssen jedoch in der Fortpflanzungszeit Gewässer zur Begattung und zum Abbläuen aufsuchen. Funktionsmorphologisch kommt die unterschiedliche Anpassungsfähigkeit an das Landleben sicherlich auch in den Körperproportionen, speziell in dem Verhältnis von Rumpf- zu Extremitätenlängen zum Ausdruck. Vom Monoph-Typus her scheint der Kamm-Molch (Triturus cristatus) mit seinem langen Rumpf und den proportional dazu kurzen Extremitäten weniger

gut für das Landleben geeignet zu sein als alle anderen Angehörigen der Familie der Salamandridae.

Die Eidechsen wurden hinzugenommen, um festzustellen, inwieweit andere Körperproportionen, unvergleichlich schnellere Fortbewegung und andere Morphologie der Extremitäten in den Fährten zum Ausdruck kommen.

Die Versuche liefen dergestalt ab, daß die Tiere in einem speziell dafür hergestellten Holzbehälter von etwa 170 cm Länge und etwa 60 cm Breite Sedimentoberflächen unterschiedlicher Art, Festigkeit und Feuchtigkeit (bis hin zu schwacher Wasserbedeckung) überqueren mußten. Anschließend wurden die besten Abschnitte der Fährten mit Gips abgegossen und ausgewertet. Um auch Fährten auf absolut festem, nicht nachgebenden Untergrund zu erhalten, mußten die Schwanzlurche und Eidechsen entweder über schwarzen Karton gehen, nachdem ihnen die Füße mit einem sehr hellen Silt- oder Tonschlamm "beschmutzt" wurden, oder sie liefen über Fotopapier, nachdem ihnen die Füße mit Entwicklerflüssigkeit benetzt wurden. In beiden Fällen kam es zu recht brauchbaren Fährten.

Die Ergebnisse der Versuche werden in den nachstehenden Kapiteln unter verschiedenen Gesichtspunkten abgehandelt. Zuerst werden die wichtigsten geometrischen Fährtengrößen, ihre rechnerische Darstellungsmöglichkeit sowie die Möglichkeit der Ermittlung von quantitativen Körpermerkmalen (Rumpflängen, Extremitätenlängen) aus den Fährten dargestellt. Darauf folgen die Beschreibungen der erzeugten Fährten nach Arten getrennt und gegliedert in:

1. Quantitative Analysen der Fährten. Vorangestellt werden jeweils theoretische Prognosen über die zu erwartenden Beträge der einzelnen geometrischen Fährtengrößen aufgrund der Körperproportionen.
2. Charakterisierung der Fährtenanordnung.
3. Beschreibung der Morphologie von Fuß- und Handeindrücken allgemein und unter wechselnden sedimentologischen Bedingungen.
4. Betrachtung der Belastungsverhältnisse.
5. Morphologie der Schwanzschleifspuren.
6. Beurteilung des lokomotorischen Leistungsvermögens aus den Fährten- bzw. Körpermerkmalen.
7. Diskussion der Ergebnisse und ihrer Anwendbarkeit auf fossile Fährten.

Versuchstiere

I. Urodela

Salamandridae:

1. *Salamandra atra*
2. *Salamandra salamandra*
3. *Triturus cristatus*
4. *Triturus alpestris*
5. *Triturus vulgaris*
6. *Triturus helveticus*

II. Lacertilia

Lacertidae:

1. *Lacerta* sp. (Mauereidechsen aus dem Mittelmeerraum,
Art nicht ganz sicher, vermutlich
L. hispanica hispanica)
2. *Lacerta agilis* (einheimische Zauneidechse)

Die Körperproportionen der Versuchstiere sind aus der Tabelle 2 zu ersehen.

Körpermaße in mm	Rumpf- länge	Hinter- extrem. insges.	Femur	Tib./ Fib.	Fuß	Vorder- extrem. insges.	Humerus	Rad./ Uln.	Hand
<i>S. atra</i>	36,00	23,00	7,00	6,00	10,0	21,00- 22,00	8,00	6,00	7,00
<i>S. sala.</i>	45,00	26,50	8,00	8,00	10,5	24,00	8,00	8,00	8,00
<i>T. crist.</i> 1	46,00	21,00- 22,50	6,00 7,00	5,00 5,50	10,0	19,50	6,00	5,50	8,00
2	42,00	22,00	6,00	5,50	10,5	21,00	8,00	5,50	7,50
3	40,00	20,00	6,00	5,00	9,0	19,50	6,50	5,00	8,00
<i>T. alpestr.</i>	28,00	17,00	6,00	4,00	7,0	16,50	5,00	5,00	6,50
<i>T. vulgaris</i>	24,00	17,00	5,00	4,00	8,0	16,00	5,00	5,00	6,00
<i>T. helvet.</i>	16,00	12,00	4,00	3,50	4,5	12,50	5,00	3,50	4,00
<i>Lacerta</i> <i>sp. 1</i>	38,00	36,50	12,00	10,0	14,5	23,00	10,00	7,00	6,00
<i>Lacerta</i> <i>sp. 2</i>	28,00	32,00	8,00	9,00	15,0	21,00	6,00	6,00	9,00
<i>Lacerta</i> <i>agilis</i>	50,00	32,50	10,50	7,50	14,5	26,00	8,00	9,00	9,00

Tab. 2: Körpermaße der Versuchstiere.

2.2.2. Fährtengeometrie

Nachfolgend werden die wichtigsten geometrischen Fährtengrößen dargestellt, wobei sich das Bearbeitungsschema und die Termini sowie deren Definition eng an das im wesentlichen von PEABODY (1948, 1959), HEYLER & LESSERTISSEUR (1963) und HAUBOLD 1971 erarbeitete Schema anlehnt. Ergänzt wird es um einige theoretische Überlegungen, welche die rein rechnerische Darstellbarkeit der Fährtengrößen und ihre Abhängigkeit von den entsprechenden Körpergrößen betreffen. Und letzten Endes wird eine Korrelation zwischen Fährten- und Körperproportionen versucht.

Je nach dem Verhältnis zwischen Rumpf- und Extremitätenlängen hinterlassen rezente wie fossile Reptilien und Amphibien mit horizontal schwingenden Femora bzw. Humeri Fährtenmuster wie in Abbildung 10 schematisch dargestellt. Dabei haben die verschiedenen eingezeichneten Strecken, Abstände und Winkel folgende Bedeutung:

S t r i d e - Definition (nach HAUBOLD 1971: S. 5):
einseitige Schrittlänge ("Doppelschritt"); bezeichnet den Rechts-Rechts- oder Links-Links-"Schritt" und entspricht direkt dem Fortschritt in der Laufrichtung.

Bemerkungen: Zum besseren Verständnis soll hier im Vorgriff auf die Versuchsergebnisse folgendes angemerkt sein: Zur rechnerischen Abschätzung der Größenordnung des Strides im Falle von unvollständigen Fährtenfolgen kann auch der einfache "Schritt" (= Pace) herangezogen werden, denn es gilt:

$$\text{Stride} = \frac{2 \text{ Pace}}{\sqrt{2}}$$

Überträgt man die geometrische Strecke des Strides auf den Lokomotionsvorgang, so wird man unschwer feststellen können, daß er sich, nach obiger Definition aus drei mehr oder weniger komplexen Extremitätenbewegungen zusammensetzen muß, das wären beispielsweise:

1. Vorgreifen (= recovery phase) und Vorwärtstreiben (= propulsive phase) des Körpers durch die rechte Hinterextremität.
 2. Wiederholung dieses Vorganges durch die linke Hinterextremität.
 3. Erneutes Vorgreifen der rechten Hinterextremität, das anschließende Vorwärtstreiben leitet schon zu dem nächsten Zyklus über.
- Die Summe dieser Einzelbewegungen führt zu einem horizontalen Raumgewinn in der Fortbewegungsrichtung.

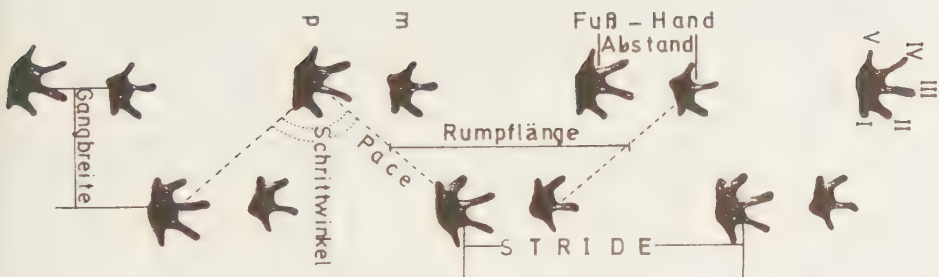


Abb. 10: Schematische Darstellung der wichtigsten Fährtengrößen.
p = Fußeindruck, m = Handeindruck; die Zehen sind durch
römische Ziffern von innen nach außen kenntlich gemacht.

Demnach ist die maximale Länge des Strides in erster Linie von den Extremitätenlängen abhängig (gemeint ist hier und im folgenden lediglich der Stride des Fußes und dementsprechend auch nur die Hinterextremität). Sekundär wird die Stridelänge von der physischen Konstitution des Tieres und der Beschaffenheit des Substrates beeinflusst. Über die Variabilität des Strides bei verschiedener Sedimentbeschaffenheit vergleiche die Abbildung 15-19.

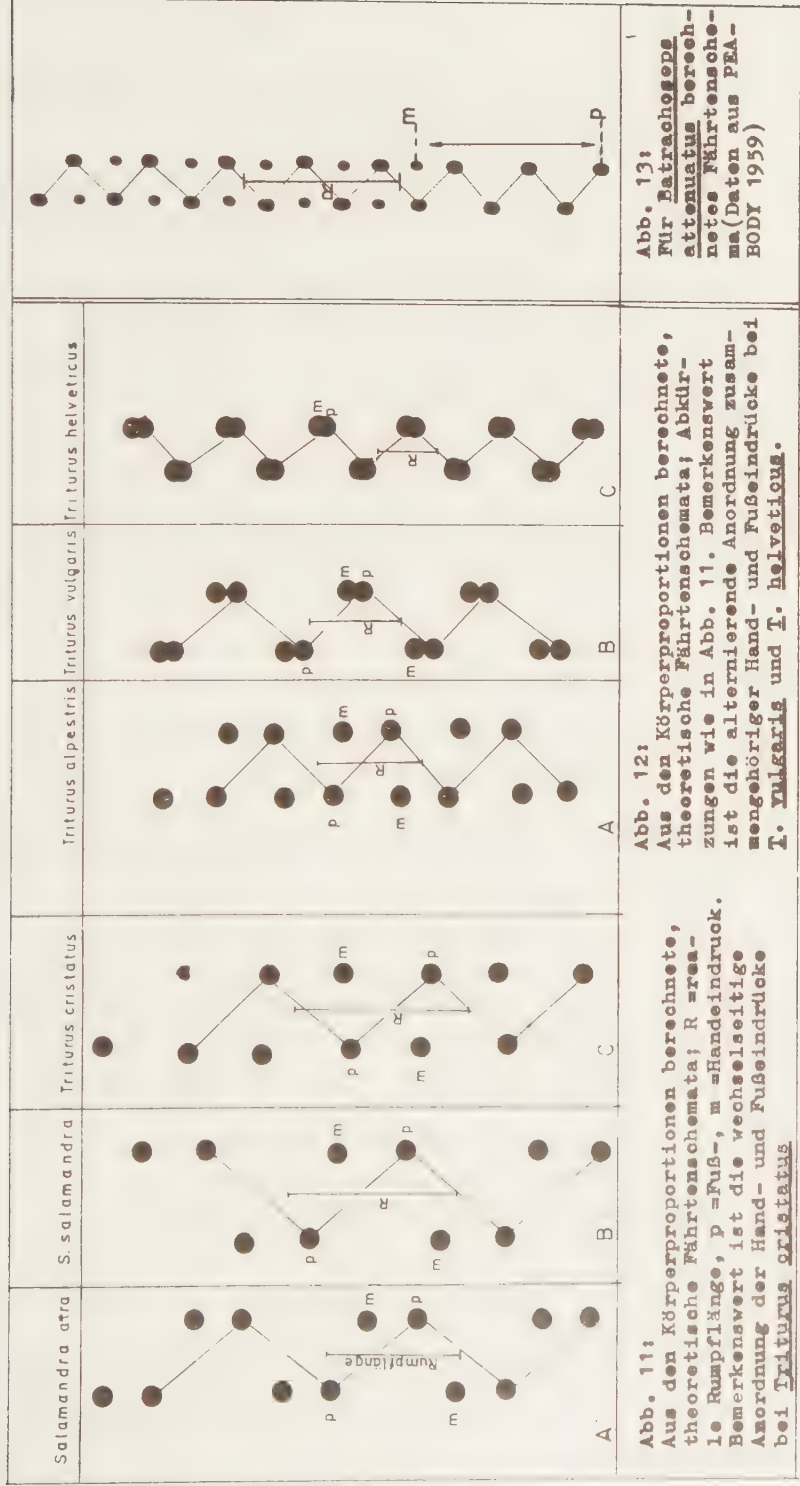
P a c e - Definition (nach HAUBOLD 1971: S. 5): einfacher "Schritt", Abstand von Händen oder Füßen von rechts nach links oder umgekehrt. Der unmittelbare Abstand, schräg zur Mittellinie ist ausreichend.

Bemerkungen: Um einige Ergebnisse aus den Versuchen vorwegzunehmen, können der obigen Definition folgende Erläuterungen hinzugefügt werden: Der Pace ist die wichtigste Größe des geometrischen Fährtenmusters überhaupt. Er kann, wie später noch erläutert wird, als direkte Projektion der Extremitätenlänge in die Ebene betrachtet werden und bleibt auch bei extremen äußeren Bedingungen durchschnittlich mehr oder weniger konstant. D.h. er ist weniger von der Beschaffenheit des Untergrundes beeinflussbar als der Stride.

E i n z e l f ä h r t e - Definition (nach HAUBOLD 1971: S. 5): zusammengehöriger Hand- und Fußeindruck einer Seite, in der gleichen Phase eingetreten.

F u ß - H a n d - Abstand: entspricht dem Abstand C der Meßpunkte von Hand und Fuß in einer Einzelfährte bei HAUBOLD (1971: S. 5).

Bemerkungen: Im Vorgriff auf die Versuchsergebnisse und analog zu PEABODY (1959) sind zum besseren Verständnis hier folgende Erläuterungen notwendig: Für die Aufeinanderfolge der Fußindrücke im Verlaufe einer Fährte ist im Idealfalle, d.h. ohne stärkere laterale Körperundulationen - nur die Länge der Hinterextremitäten maßgebend. Dagegen wird der Abstand von zeitlich und räumlich unmittelbar aufeinanderfolgenden Hand- und Fußindrücken einer Seite weitgehend von der Rumpflänge bestimmt. Je länger der Rumpf im Verhältnis zu den Extremitäten ist, um so weiter wird der Handeindruck vor dem Fußeindruck liegen; und umgekehrt, je kürzer der Rumpf im Verhältnis zu den Extremitäten, um so dichter wird der Handeindruck vor dem zugehörigen Fußeindruck liegen. Diese Beziehungen lassen sich sehr einprägsam an den Schwanzlurchen aufzeigen, die ja sehr unterschiedlich proportioniert sind. Die Abbildungen 11, 12, 13 zeigen ganz schematisch Fährtenmuster, die nach den Körperproportionen konstruiert wurden und in den Fährten verwirklicht sind. Bei Tieren mit sehr kurzer Rumpflänge im Verhältnis zu den Extremitätenlängen, wie das etwa bei Triturus helveticus der Fall ist, müssen rein theoretisch die Fußindrücke so dicht auf die Handindrücke folgen, daß sie diese zumindest randlich ständig überlappen, was als primäres Übertreten bezeichnet wird. Bei den Fährten von Triturus helveticus ist das zwar nicht ständig verwirklicht, aber doch sehr häufig. Triturus vulgaris besitzt nach den Messungen schon einen etwas längeren Rumpf relativ zu den Extremitätenlängen als T. helveticus, folglich ist der Abstand von Hand- zu Fußeindruck auch geringfügig größer, aber immer noch kann primäres Übertreten häufig vorkommen. Die Rumpflänge von Triturus alpestris ist dagegen schon deutlich länger (immer relativ zu den Extremitätenlängen gesehen), deshalb liegen die Handindrücke weiter vor denen der Füße, so daß keine ausgesprochen deutlich alternierende Anordnung der zusammengehörigen Hand- und Fußindrücke im Verlaufe der Fährte mehr besteht, wie bei den vorhergehenden Molchen. Primäres Übertreten wird hier nur noch selten vorkommen. Triturus cristatus zeichnet sich durch einen sehr langen Rumpf gegenüber den Extremitätenlängen aus; bei ihm liegen die Handindrücke etwa in der Mitte zwischen zwei aufeinanderfolgenden Fußindrücken, so daß eine wechselseitige Anordnung besteht, das heißt Handindrücke der einen Seite, liegen Fußindrücke der anderen Seite gegenüber. Würde man sich, von dieser Situation ausgehend, den Rumpf im Verhältnis zu den Extremitäten noch weiter verlängert denken, kämen die



Handeindrücke noch weiter vor den zugehörigen Fußindrücken zu liegen. Dies kann je nach Rumpflänge so weit gehen, daß die Handeindrücke noch vor den räumlich und zeitlich zweitfolgenden oder drittfolgenden Fußbeindruck zu liegen kommen, wie das bei Batrachoseps attenuatus, einem Salamander Nordamerikas, der Fall ist (vgl. Fährtenmuster der Abb. 13). Hier spricht man dann von sekundärem bzw. tertiärem Übertreten. Die beiden Salamander besitzen relativ kurze Rumpflängen, so daß sie theoretisch alternierend angeordnete Fährten hinterlassen müssen, wie dies in den Fährten schemata der Abbildung 11 A, B angedeutet ist.

PEABODY, der diese Beziehungen (1959) exakt erkannte und überzeugend an den nordamerikanischen Salamandern darlegte, schuf mit dem Verhältnis Rumpflänge: Summe der Extremitätenlängen (= Länge einer Hinterextremität + Länge einer Vorderextremität) ein Maß für die Körperproportionen und für die danach zu erwartende Fährtenanordnung. Die so gewonnene Verhältniszahl wird als coupling value bezeichnet, und PEABODY unterscheidet je nach Größe des coupling value die Bereiche:

	coupling value	Art des Übertretens
very short	bis 0,7	primäres Übertreten
short	0,7 - 0,9	primäres Übertreten
medium	0,9 - 1,36	primäres Übertreten
long	1,36-1,60	sekundäres Übertreten bis zu 2,0
very long	1,60-3,2	tertiäres Übertreten

Nach dieser Einteilung gehört von den hier behandelten Schwanzlur-chen allein Triturus helveticus in den very short coupling-Bereich, während Triturus vulgaris, Triturus alpestris, Salamandra salamandra und Salamandra atra dem short coupling-Bereich zugerechnet werden müssen. Die drei Individuen von Triturus cristatus fallen alle in den medium coupling-Bereich (vgl. Tabelle 11, S.

Von den Eidechsen sind die beiden Mauereidechsen very short und die Zauneidechse short coupled.

Im wesentlichen ist also der Abstand von Hand- zu Fußindrücken von den Körperproportionen abhängig. Er kann aber darüber hinaus von anderen Faktoren, wie etwa der Intensität der lateralen Körper-undulationen, beeinflußt werden.

M i t t e l l i n i e - Definition (Nach HAUBOLD 1971: S.5):
Hilfslinie zu der Hände bzw. Füße im gleichen Abstand liegen, entspricht der Fortbewegungsrichtung.

G a n g b r e i t e - Definition (nach HAUBOLD 1971, S. 5):
Abstand der Mittelpunkte von Händen oder
Füßen senkrecht zur Mittellinie.

Bemerkungen: Im Vorgriff auf die Versuchsergebnisse kann hier folgendes erläuternd hinzugefügt werden: Die Gangbreite ist primär festgelegt durch die Extremitätenlängen, insbesondere durch die Länge der proximalen Abschnitte Femur bzw. Humerus und darüber hinaus durch deren mögliche Schwingungsweite. Sekundär können geringere Gangbreitenschwankungen infolge ungünstigen Untergrundes auftreten. Wird nämlich die Stridelänge reduziert und bleibt andererseits der Pace relativ konstant, so können daraus größere Gangbreiten resultieren. Auf den Lokomotionsablauf bezogen, dürfte dies eine Folge geringerer Schwingungsweiten der proximalen Extremitätenabschnitte sein, wie oben angedeutet wurde, was gleichbedeutend mit einer etwas langsameren Fortbewegungsgeschwindigkeit sein kann.

R u m p f l ä n g e - Definition (nach HAUBOLD 1971, S. 5):
Abstand von glenoid und acetabular fossa.
Ein Punkt in der Mitte zwischen zwei Fuß-
eindrücken und der Mittelpunkt zwischen
zwei davorliegenden Handeindrücken ent-
sprechen der acetabular und glenoid Achse,
ihr Abstand ist die Rumpflänge.

Bemerkungen: Im Vorgriff auf die Versuchsergebnisse wäre es richtiger, hier von scheinbarer Rumpflänge zu sprechen, denn wie die Experimente zeigten, lassen sich aus den Fährten keinesfalls die tatsächlichen Rumpflängen ermitteln, sondern je nach der Intensität der lateralen Körperundulationen zum Teil beträchtlich kürzere Rumpflängen. Im Falle unvollständig überlieferter Fährtenabfolgen läßt sich die Rumpflänge aus dem Stride und dem Hand-Fuß-Abstand nach folgender Formel berechnen:

$$\text{Rumpflänge} = \frac{\text{doppelter Hand-Fuß-Abstand} + \text{Stride}}{2}$$

S c h r i t t w i n k e l - Definition (nach HAUBOLD 1971, S. 5): Winkel zwischen drei aufeinanderfolgenden Eindrücken im Meßpunkt des mittleren

Bemerkungen: Zur näheren Erläuterung ist es notwendig, hier schon einige Versuchsergebnisse vorwegzunehmen. Theoretisch lassen sich aus dem Stride und Pace durchschnittliche Näherungswinkel errechnen, demnach gilt:

Sinus des halben Schrittwinkels = $\frac{\text{Stride}}{2 \text{ Pace}}$

Das zeigt deutlich, daß der Betrag des Schrittwinkels von dem Verhältnis Stride:Pace abhängen kann. Da dieses Verhältnis aber keinesfalls starr festgelegt ist, sondern durch äußere Gegebenheiten beeinflusst werden kann, ist auch der Betrag des Schrittwinkels Schwankungen unterworfen.

Wichtige Verhältnisse:

Stride/2 Pace - läßt direkte Aussagen über die zu erwartenden Schrittwinkel zu.

Stride/scheinbare Rumpflänge - dieses Verhältnis ist rein informal zu definieren als Raumgewinn pro Rumpflänge. Beeinflußt wird es sowohl von der Sedimentbeschaffenheit als auch von der Intensität der lateralen Körperundulationen.

2.2.3. Ermittlung von quantitativen Körpermerkmalen aus den Fährten

2.2.3.1. Scheinbare Rumpflänge: Läßt sich direkt aus den Fährten rekonstruieren (vgl. Abb. 10) oder berechnen (vgl. S. 42). Sie wird durchschnittlich etwas kleiner sein als die reale Rumpflänge.

2.2.3.2. Extremitätenlängen: Hier und im folgenden ist mit Extremitätenlänge der freibewegliche Teil einer Extremität gemeint. Aus den Versuchen ergibt sich als empirische Größe folgendes Verhältnis zwischen der Fährtengröße Pace und der Extremitätenlänge: der gesamte Pace entspricht ungefähr $\frac{4 \text{ Extremitätenlängen}}{3}$, der halbe Pace also, der unmittelbar mit einer Extremitätenlänge korreliert werden kann, entspricht damit ungefähr $\frac{2 \text{ Extremitätenlängen}}{3}$. Das bedeutet mit anderen Worten, daß von einer Extremitätenlänge aufgrund der charakteristischen Extremitätenstellung nur etwa 2/3 ihrer Länge in die Ebene projiziert wird. Aufgrund dieser empirisch gewonnenen Tatsache ist es leicht, aus dem Pace auf die ungefähre Größenordnung der Extremitätenlänge zu schließen. Es gilt also: $\text{Extremitätenlänge} = \frac{3 \text{ Pace}}{4}$.

Aus den meisten der hier untersuchten rezenten und fossilen Fährten können noch andere Beziehungen zwischen Extremitätenlänge und verschiedenen Fährtengrößen konstruiert werden. Betrachtet man etwa den Wert Q, den der Quotient aus dem Verhältnis Stride/scheinbare Rumpflänge bei rezenten und fossilen Fährten annimmt, so wird man eine auffallende Häufung von Werten zwischen 1,1 und 1,5 feststellen. Demnach dürfte ein durchschnittlicher Wert von 1,3 für Fährtenenerzeuger mit bestimmtem, kleinem coupling value (= unter 0,9) charakteristisch sein. Damit steht der Stride in einem ganz ähnlichen Verhältnis zur scheinbaren Rumpflänge wie Pace und Extremitätenlänge, denn der Wert 1,3 bedeutet: $\text{Stride} = \frac{4 \text{ Rumpflängen}}{3}$. Somit gilt auch folgende Proportionengleichung:

$$\frac{\text{Pace}}{\text{Extremitätenlänge}} = \frac{\text{Stride}}{\text{Rumpflänge}}, \text{ daraus folgt nun gemäß } \frac{a}{b} = \frac{b}{c} =$$

$ad = bc$: Pace x Rumpflänge = Extremitätenlänge x Stride. Löst man diese Gleichung nach der Extremitätenlänge auf, erhält man:

$$\text{Extremitätenlänge} = \frac{\text{Pace} \times \text{Rumpflänge}}{\text{Stride}}, \text{ das ist jedoch nichts anderes als: Pace dividiert durch Stride/scheinbare Rumpflänge (= Q)}$$

Der Quotient Q aus dem Verhältnis Stride/scheinbare Rumpflänge nimmt aber nicht immer einen Wert um 1,3 an, sondern stärkere Abweichungen nach unten oder oben sind durchaus möglich. Nach meinen bisherigen Erfahrungen können diese Abweichungen von dem charakteristischen Mittelwert als ein Anzeichen lokomotorischer Reaktionen auf veränderte äußere Bedingungen gewertet werden. In ihnen drücken sich also unmittelbar langsamere oder schnellere und/oder schwächere bzw. stärkere laterale Körperundulationen aus, die ihrerseits die Größe des Pace beeinflussen. Die Änderung des Wertes Q verläuft in der Regel gleichsinnig mit den Änderungen der Pacelängen. D.h. steigt der Pace stark an, wird der Wert Q ebenfalls größer sein, so daß aus Pace/Q meist ein relativ konstanter Wert für die Extremitätenlänge resultiert. Natürlich kann es gelegentlich vorkommen, daß der Pace überdurchschnittlich groß, der Wert Q aber dennoch klein ist, woraus sich dann zu große Extremitätenlängen ergeben. Im Durchschnitt gesehen, sind aber die aus Pace/Q errechneten Extremitätenlängen nicht sehr großen Schwankungen unterworfen. Andererseits ergeben sich aus $\frac{3 \text{ Pace}}{4}$ dann zu große Extremitätenlängen, wenn der Pace aus irgendwelchen Gründen sprunghaft ansteigt. Aus diesen Gründen halte ich es für richtig, die Extremitätenlängen in bestimmten Fällen als Mittelwert aus $\frac{3 \text{ Pace}}{4}$ und $\frac{\text{Pace}}{Q}$ zu ermitteln. Demnach gilt:

$$\text{Extremitätenlänge} = \frac{\frac{3 \text{ Pace}}{4} + \frac{\text{Pace}}{Q}}{2}$$

Bei Fährtenerzeugern mit einem coupling value über 0,9 wie etwa Triturus cristatus kann diese Berechnungsart nicht angewendet werden, da diese Tiere gemäß ihren Proportionen einen Wert von 1,3 für Q nicht erreichen können. Deshalb haben die oben dargestellten Beziehungen keine Gültigkeit. In solchen Fällen muß die einfache Beziehung: Extremitätenlänge = $\frac{3 \text{ Pace}}{4}$ genügen. Die daraus sich ergebenden Ungenauigkeiten sind vermutlich nicht allzu groß, da Tiere mit großen Rumpflängen und kurzen Extremitäten in ihrer Bewegungsweise anscheinend recht starr festgelegt sind. So neigen etwa nach PEABODY (1959) Tiere mit großem coupling value weniger zu lateralen Körperundulationen als solche mit kleinem coupling value.

2.2.3.4. Hypothesen zur Längenbestimmung der Extremitätenabschnitte Femur, Tibia-Fibula bzw. Humerus, Radius-Ulna:

Kennt man die ungefähre Extremitätenlänge, kann eine hypothetische Teilung in die proximalen und distalen Abschnitte anhand des Pace versucht werden, die auf folgenden, zum Teil vereinfachenden Vorstellungen beruht:

Nach meinen bisherigen Beobachtungen stehen die einzelnen Extremitätenabschnitte untereinander nicht in willkürlichen, sondern in ganz bestimmten, festgelegten Beziehungen. Demnach können die einzelnen Abschnitte in dem Verhältnis von ungefähr 1:1:1 stehen, oder die beiden distalen Extremitätenabschnitte betragen zusammen etwa 2/3 und der proximale Abschnitt allein etwa 1/3 der gesamten Extremitätenlänge. Die beiden genannten Verhältnisse brauchen insofern nicht identisch zu sein, da unter den distalen Abschnitten durchaus Verschiebungen auftreten können. Mit Hilfe dieser Beziehungen kann ein erster, einfacher Ansatz zur Berechnung des proximalen Extremitätenabschnittes direkt aus dem Pace einer Fährte wie folgt gemacht werden: da der halbe Pace ungefähr 2/3 Extremitätenlänge entspricht, kann er zwanglos mit dem epipodialen Extremitätenabschnitt korreliert werden, demnach gilt:

Proximaler Extremitätenabschnitt = $\frac{3 \text{ Pace}}{4} - \frac{\text{Pace}}{2}$. Nach der oben dargestellten Mittelwertberechnung sollte bei einem coupling value unter 0,9 diese Berechnung ein zweites Mal mit $\frac{\text{Pace}}{Q} - \frac{\text{Pace}}{2 Q}$ durchgeführt und daraus der Mittelwert gebildet werden.

Eine weitere Frage von großer Wichtigkeit ist, ob die ungefähre Höhenlage von Glenoid bzw. Acetabulum bestimmt werden kann. Dies ist dann hypothetisch möglich, wenn der proximale Extremitätenabschnitt etwa 1/3 der Gesamtlänge ausmacht, unabhängig davon, in welchem Verhältnis die beiden distalen Abschnitte untereinander stehen. Die Ableitung der Höhe h des Glenoid bzw. Acetabulum basiert auf folgenden Gedanken:

Die Abbildung 14 A zeigt einen generalisierten Tetrapoden mit horizontal schwingendem Humerus und Femur. Die Hinterextremität soll sich in der beginnenden "propulsive" Phase befinden. Die Strecke a entspricht Pace/2 oder 2/3 der Extremitätenlänge und h sei die Höhe des Acetabulum, über a als Basis kann ein gleichseitiges (!) Dreieck ABC mit der Höhe h' konstruiert werden (Abb. 14 B). Es ist wohl leicht einzusehen, daß h' nicht der Höhe des Acetabulum entsprechen kann,



Abb. 14:
Schema zur Bestimmung der Höhe vom Glenoid bzw. Acetabulum und der einzelnen Extremitätenabschnitte. Nähere Erläuterungen siehe Text.

daß aber andererseits der Höhe h des Acetabulum ein bestimmter Abschnitt auf der Höhe h' entsprechen muß. Geht man nun von der Überlegung aus, daß in a zwar die gesamte Femurlänge enthalten sein kann, das horizontal schwingende Femur aber nichts zur Höhenlage des Acetabulum beiträgt, so kann die Femurlänge von der Strecke AC oder BC abgetragen werden. Wenn das Femur rund 1/3 der Extremitätenlänge ausmacht, braucht die Strecke AC oder BC, die ja gleich a und gleich 2/3 Extremitätenlänge ist, nur halbiert zu werden. Wird von dem so gefundenen Punkt D das Lot auf h' gefällt, erhält man C'. Die Höhe h" des Teildreieckes AC'B entspricht der Höhe h des Acetabulum. Da C' in diesem speziellen Falle gleichseitiges Dreieck ! der Mittelpunkt des Um- und Inkreises des Dreieckes ABC ist, entspricht die Höhe h" des Teildreieckes AC'B aufgrund der Beziehungen in regelmäßigen Vielecken $\frac{a}{6} \sqrt{3}$. Auf den Pace bezogen bedeutet dies, die Höhe h des Acetabulum entspricht: $\frac{\text{Pace}}{12} \sqrt{3}$.

Es wäre nun zweifellos korrekter, bei der Berechnung des proximalen Extremitätenabschnittes die 2/3 Extremitätenlänge des epipodialen Abschnittes nicht aus der horizontalen Projektion, also direkt aus Pace/2 herzuleiten, sondern sie auf die Höhe h" des Acetabulum bzw. Glenoid zu beziehen. Nach Pythagoras kann die Länge des epipodialen Abschnittes direkt aus dem Pace berechnet werden mit:

$$\text{Epipodialer Extremitätenabschnitt} = \sqrt{\left(\frac{\text{Pace}}{2}\right)^2 + \left(\frac{\text{Pace}}{12} \sqrt{3}\right)^2}$$

Damit ergibt sich nun für den proximalen Extremitätenabschnitt:

$$\text{Femur bzw. Humerus} = \frac{3 \text{ Pace}}{4} - \sqrt{\left(\frac{\text{Pace}}{2}\right)^2 + \left(\frac{\text{Pace}}{12} \sqrt{3}\right)^2}$$

Auch hier sollte bei einem coupling value unter 0,9 eine Mittelwertberechnung stattfinden.

Können nun aus den Fahrten direkt die Längen für Fuß bzw. Hand abgelesen werden, und subtrahiert man diese von dem Wurzel Ausdruck, erhält man die Längen für Unterschenkel bzw. Unterarm allein. Diese können aber auch noch auf eine andere Art berechnet werden (vgl. Abb. 14 C):

Danach gilt:

$$\text{Unterschenkel (Unterarm)} = \sqrt{\left[\frac{(\text{Pace}-\text{Fuß oder Hand})}{4}\right]^2 - \left(\frac{\text{Pace}}{12} \sqrt{3}\right)^2}$$

Abschließend soll noch einmal klar festgehalten werden: Mit den Berechnungen der einzelnen Extremitätenabschnitte nach dieser Methode können hypothetisch alle die Fälle erfaßt werden, bei welchen die einzelnen Extremitätenabschnitte entweder im Verhältnis 1:1:1

stehen, oder der epipodiale Abschnitt 2/3 und der proximale Abschnitt etwa 1/3 der gesamten Extremitätenlänge ausmachen. Dies dürfte bei der Mehrzahl der Tetrapoden mit horizontal schwingenden proximalen Extremitätenabschnitten der Fall sein. Einige Beispiele sollen diese Hypothese untermauern. Bei den von mir untersuchten einheimischen Schwanzlurchen beträgt das Femur im Durchschnitt 30,87 % der Gesamtlänge der Hinterextremität und der Humerus 34,17 % der Gesamtlänge der Vorderextremität. Bei den untersuchten Lacertiliern macht das Femur 30,20 % und der Humerus 34,28 % der jeweiligen Extremitätenlänge aus. SNYDER untersuchte verschiedene Vertreter der Familien Iguanidae und Agamidae und gibt für diese exakte Daten an (SNYDER 1954, S. 6). Innerhalb der Familie Iguanidae beträgt die Femurlänge im Durchschnitt gesehen 30,3 % und die Humeruslänge 36,63 % der Gesamtlänge der jeweiligen Extremität. Innerhalb der Familie Agamidae macht die Femurlänge im Durchschnitt ebenfalls 30,3 % und die Humeruslänge 36,31 % der Gesamtlänge aus. Beide Familien enthalten Formen, die zur bipeden Lokomotion befähigt sind. Aus den Skelett-Abbildungen in "The Live of Reptiles" (BELLAIRS 1969, S. 58) ist für die Monitor-Eidechse Varanus ein Verhältnis von Humerus zur Gesamtlänge der Vorderextremität von 29,7 % und für Femur- zur Gesamtlänge der Hinterextremität (S. 60) von 34,78 % zu ersehen. Bei dem Krokodil Osteolaemus tetraspis (S. 61) macht die Femurlänge 29,7 % der Gesamtextremitätenlänge aus. Bei der "Hawksbill"-Schildkröte Eretmochelys imbricata beträgt das Femur, soweit dies aus der Abbildung (S. 66) zu erkennen ist, 31,34 % und der Humerus 34,0 % der jeweiligen Gesamtextremitätenlänge. Selbst bei so hoch spezialisierten Formen, wie der zum Gleitflug befähigten Eidechse Dracovolans beträgt das Femur 33,33 % und der Humerus 34,4 % der Gesamtextremitätenlänge.

Wenn also bei so divergenten Gruppen niederer Tetrapoden wie den Urodelen, Eidechsen, Schildkröten, Krokodilen diese speziellen Extremitätenproportionen annähernd verwirklicht sind, so muß dies die optimale Konstruktion sein. Die Fehlerquote, die sich aus dem angegebenen Berechnungsschema gegenüber den individuellen Variationsbreiten ergibt, scheint bei $\pm 5\%$ zu liegen. Aus dem Pace können also hypothetisch brauchbare Näherungswerte für die Längen von Humerus bzw. Femur abgeleitet werden.

2.2.4. Faktoren, die eine quantitative und morphologische Fährteninterpretation erschweren könnten

Vorbemerkungen: Es ist durchaus denkbar, daß eine Fährteninterpretation durch eine ganze Reihe von beeinflussenden Faktoren erschwert werden kann. Die meisten dieser Faktoren haben ihren Ursprung in speziellen, artspezifischen und funktionellen Voraussetzungen und Wirkungsweisen des fährtenerzeugenden Organismus, sie sind also quasi endogener Natur. Einige wenige Faktoren wirken jedoch von außen auf das fährtenerzeugende Tier ein und entlocken ihm damit spezielle lokomotorische Reaktionen und Verhaltensmuster; sie können damit quasi als exogen bezeichnet werden. Sowohl endogene als auch exogene Faktoren wirken dergestalt, daß sie die Fährtengeometrie wie auch die Morphologie gegenüber "normalen" Bedingungen etwas modifizieren. Im folgenden wird versucht, aus PEABODYs exzellenten experimentellen Studien mit nordamerikanischen Salamanderarten Antworten auf bestimmte Fragestellungen abzuleiten und in verallgemeinerter Form wiederzugeben. (PEABODY 1959, insbesondere Seiten 7-20).

A) Endogene Faktoren

1. Wie wirkt sich Sexual-Dimorphismus aus?

Theoretisch wäre es durchaus möglich, daß sowohl die Fährtengeometrie als auch die Fährtenmorphologie durch geschlechtsspezifische Merkmale etwas modifiziert werden. Die Messungen PEABODYs an zwanzig Individuen einer Art, bei denen zuvor das Geschlecht bestimmt worden war, zeigten, daß weder der coupling value, noch die relativen Längen der Vorder- und Hinterextremitäten durch das Geschlecht beeinflusst werden. Auch die Untersuchung der Hand- und Fußabdrücke dieser Tiere ergab keine Basis für eine Bestimmung des Geschlechtes. Der einzige Hinweis auf geschlechtsspezifische Unterschiede, die sich theoretisch in den Fährten bemerkbar machen können, bezieht sich auf Cynops orientalis. Bei dieser Art hat das Weibchen etwas kürzere Zehen und ist vergleichsweise größer, ansonsten aber sind die Geschlechter ganz ähnlich. Zusammenfassend folgert PEABODY, daß bei den Fährten der Salamander Geschlechtsunterschiede keine Rolle spielen.

2. Wie wirken sich Proportionsunterschiede zwischen juvenilen Tieren aus?

Nach PEABODY stören Unterschiede zwischen juvenilen und adulten Proportionen nicht ernstlich bei der Fährteninterpretation.

3. Ist eine Fährtenenerzeugung im Larvalzustand denkbar?

PEABODY weist auf die Möglichkeit hin, daß larvale Salamander subaerisch diagnostizierbare Fährten erzeugen können. Demnach scheinen zwar larvale Salamander für gewöhnlich das Wasser nicht zu verlassen, aber unter widrigen Umständen können einige wenige es dennoch tun. Dabei erzeugen sie Fährten mit breiter, gerader Schwanzschleifspur. Einschränkend räumt PEABODY ein, daß Fährten, die zu diesem Zeitpunkt durch das "zappelnde" Tier erzeugt wurden, wahrscheinlich nicht deutlich überliefert werden.

4. Sind Abweichungen von der primitiven Extremitätenstellung möglich und wie wirkt sie sich aus?

PEABODY beobachtete bei einer Salamander-Art der Pazifik-Küste einen speziellen Lokomotionsmodus. Gelegentlich scheint das Tier krokodilhaft mit relativ hoch erhobenem Körper zu gehen, wobei der Schwanz den Boden kaum oder gar nicht berührt. Da diese Salamanderart auch die engsten Fährten zeigt, vermutet PEABODY eine gewisse Beziehung zwischen der hochbeinigen Gangart und den schmalen Gangbreiten. Auch bei gewissen bodenlebenden Geckos Israels wurde eine solch hochbeinige Gangart beobachtet (WERNER & BROZA, 1969) und mit sehr engen Fährten in Verbindung gebracht.

5. Sind laterale Körperundulationen die Regel und wie wirken sie sich aus?

Von acht beobachteten Spezies zeigten nach PEABODY nur zwei regelmäßig laterale Körperundulationen. Unter normalen Umständen neigen besonders die "long-coupled" Spezies nur schwach zu Undulationen. Dagegen zeigten alle Arten Körperundulationen, wenn sich die Lokomotion entweder wegen des Untergrundes schwierig gestaltete, oder wenn sie aufgeschreckt flüchteten. Die sinusförmigen lateralen Körperundulationen beeinflussen die Fährtengeometrie insofern, als daß sie den Fuß- und Handeindruck dichter an den Handeindruck heran bringen. Morphologisch können sie sich in sinusförmig gebogenen Schwanzschleifspuren äußern.

6. Wie wirkt sich der coupling value in den Fährten aus?

Der Grad des coupling, d.h. länger oder kürzer "coupled", eines Salamanders kontrolliert entschieden die anteroposteriore Lagebeziehungen von Hand- und Fußindrücken zueinander. Zeigen zwei unter ähnlichen Bedingungen erzeugte fossile oder rezente Fährten ganz ähnliche Merkmale außer einem bestimmten und konstanten Unterschied in der Deutung des coupling value, können sie mit Sicherheit zwei verschiedenen Spezies zugerechnet werden. Der coupling value-Bereich irgendeiner Art wird überlappt von dem einer oder mehrerer anderer Arten; der durchschnittliche c.v. ist jedoch in den meisten Fällen für jede Art verschieden.

7. Sind Variationen in den Lagebeziehungen von Hand- und Fußindrücken möglich?

Je länger "coupled" ein Salamander ist, um so größer ist die mögliche Variation in den anteroposterioren und lateralen Lagebeziehungen der Hand- und Fußindrücke zueinander. In den Fährten eines short coupled Tieres zeigen Hand- und Fußindrücke relativ konstante Lagebeziehungen, nicht aber in den Fährten eines long-coupled Tieres.

8. Wie äußern sich längere Vorder- als Hinterextremitäten in den Fährten?

Liegt der Fußindruck dichter bei der Mittellinie, so ist dies wenigstens zum Teil auf relativ längere Vorder- als Hinterextremitäten zurückzuführen. Es besteht aber nur im weitesten Sinne eine Korrelation zwischen der Position der Hand- und Fußindrücke relativ zur Mittellinie. Besonderheiten in der Gangart können die normalen Beziehungen von Hand- und Fußindrücken zur Mittellinie verändern. So wurde ein ermüdeter und aufgeschreckter Salamander beobachtet, der bei der Lokomotion die Schulter sehr dicht über dem Boden trug. Dies führte offensichtlich dazu, daß die Vorderextremitäten weiter nach außen reichten, gleichzeitig schwenkten die Hinterextremitäten weiter nach vorn und innen als gewöhnlich.

9. Wie kommen generelle Verschiebungen in der Anordnung der Handindrücke zustande?

Die Gesamt-Anordnung der Handindrücke im Verlauf einer Fahrt kann generell nach der einen oder anderen Seite verschoben sein,

so daß der Handeindruck auf der linken Seite lateral und auf der rechten Seite medial vom Fußeindruck liegt. Dies passiert, wenn short-coupled Tiere leicht seitwärts gehen, und es passiert häufiger, wenn long-coupled Tiere die Vorderextremitäten von einer Seite zur anderen "wandern" lassen.

10. Wie wirken sich Gangbeschleunigungen aus?

Eine Gangbeschleunigung führt zu einer wesentlichen Vergrößerung des Schrittwinkels und damit zu einer relativ engeren Fährte. Das "Enger-Werden" einer Fährte, welches eine Beschleunigung begleitet, ebenso wie vergrößerte Stridelängen scheinen letztes Endes korreliert zu sein mit der charakteristischen Bewegung der Extremitäten in einem lateralen Bogen. Wird diese Bewegung kräftiger ausgeführt, kommt der Eindruck näher an der Mittellinie zu liegen. Verstärkt wird dies zusätzlich durch laterale Körperundulationen. Eine Gangbeschleunigung intensiviert die lateralen Bewegungen und erlaubt der Extremität, sich weiter medial zu platzieren.

11. Wie wirkt sich zögernder Gang aus?

Ein langsamer, zögernder Gang führt zu unregelmäßigen Stridelängen und zu einer Verminderung der Schrittwinkel und damit zu einer relativ breiteren Fährte.

B) Exogene Faktoren

1. Was geschieht, wenn flaches Wasser überquert werden muß?

Wasser induziert bei Salamandern eine Schwimmbewegung. Die Spezies, die PEABODY verwendete, begannen sofort zu schwimmen, nachdem sie ins flache Wasser gegangen waren. War das Wasser dafür zu flach, wurde eine Kombination von Geh- und Schwimmbewegungen bevorzugt.

Nach PEABODY schließt das unterschiedliche spezifische Gewicht eines Vertebraten in- und außerhalb des Wassers Ähnlichkeiten in den Gehbewegungen aus, die in vergleichbaren subaquatisch und subaerisch erzeugten Fährten resultieren könnten.

2. Wie ändert sich eine Fährte auf weichem Schlamm gegenüber festerem Untergrund?

Auf weichem Schlamm verkürzt sich der Stride, was sich unmittelbar in einem größeren Hand-Fuß-Abstand äußert. Zum Beispiel

Überlappt bei einem short-coupled Individuum der Fuß- den Handeindruck bei weichem Schlamm nicht, wohl aber auf festerem Untergrund. Weicher Untergrund, ob subaquatisch oder subaerisch überliefert keine morphologische Einzelheiten.

3. Wie beeinflusst geneigter Untergrund die Fährten?

Eine Neigung des Untergrundes verändert die Hand-Fuß-Abstände. Aber die Änderung hängt nicht nur von der Neigung und Beschaffenheit des Untergrundes ab, sondern auch von der physischen Kondition des Tieres, insbesondere aber vom Unterschied in der aufgewendeten "Energie".

Wenn ein Salamander einen Abhang nach oben überquert, besteht eine auffallende Tendenz der Handeindrücke, hangaufwärts in der allgemeinen Fortbewegungsrichtung ausgerichtet zu sein. Damit ließe sich bei fossilen Fährten die Richtung der Hangneigung bestimmen.

4. Wie reagieren die Tiere auf nichtzusagenden Untergrund?

Die Salamander neigen dazu, ihren Gang zu beschleunigen, wann immer das überliefernde Medium ihnen zu weich ist. Der maximale Stride wird versucht, aber infolge Rutschens ist die absolute Stridelänge für gewöhnlich geringer als auf festem Untergrund.

2.2.4.1. Quantitative Analysen der unter verschiedenen sedimentologischen Bedingungen erzeugten Fährten

2.2.4.2. Salamandra atra: (Tab. 3)

Vorbemerkung: S. atra ist Bewohner eines Lebensraumes, in welchem die hier simulierten Untergrundverhältnisse wohl äußerst selten anzutreffen sind. So darf es nicht verwundern, wenn die durchschnittlichen Fährtenmaße unter den - aufgrund der Körperproportionen - theoretisch erreichbaren Werten bleiben. Die Ergebnisse beruhen auf insgesamt 13 Fährten eines Individuums.

Stride:

Nach den Körperproportionen könnte S. atra einen Stride erreichen, der zwischen 43 und 46 mm liegt. Die Skala der durchschnittlichen Stridewerte bewegt sich zwischen 30,37 und 52 mm.

Die folgende Tabelle zeigt die in den einzelnen Fährten jeweils auftretenden Minimal- und Maximalwerte in Abhängigkeit von den verschiedenen Untergrundverhältnissen:

Min.	Max.	in mm
26,0	41,0	Silt, schlüpfrig
31,0	39,0	Ton, sehr weich
33,0	42,0	Feinsand mit Ton vermischt, sehr naß, sehr weich
34,0	43,0	Ton, sehr weich
34,0	46,0	Feinsand mit Ton vermischt, naß, weich
35,0	42,0	Silt, naß, weich, geneigt
37,0	46,5	Feinsand, trocken, locker
38,0	52,0	Feinsand mit hohem Tongehalt, relativ weich
40,0	43,5	Silt, schlüpfrig
40,0	46,0	Karton, rau
40,0	47,0	Feinsand mit Silt vermischt, naß
45,5	49,0	Fotopapier

Man erkennt klar, daß die maximalen Stridewerte alle auf nicht schlüpfrigem, nicht sehr weichem, meist sandigerem Untergrund bzw. auf fester Unterlage erreicht wurden. Der Durchschnitt aus den Minimalwerten liegt bei 36,12 mm, der aus den Maximalwerten bei 44,75 mm. Demnach liegt der prognostizierte Wert an der obersten Grenze dieses Variationsbereiches.

Pace:

Die Extremitätenlängen lassen einen theoretischen Pace erwarten, der sich bei den Hinterextremitäten auf 30,5 mm, bei den Vorderextremitäten auf 29,26 mm beläuft. Im folgenden wird näher auf die Hinterextremitäten als auf die Vorderextremitäten eingegangen, da sie lokomotorisch hier, wie auch im fossilen Bereich, von größerer Bedeutung sind.

Die folgende Aufstellung zeigt die jeweiligen Minimal- und Maximalwerte der Hinterextremitäten bei den verschiedenen Sedimentzuständen:

Min.	Max	in mm
22,5	30,0	Feinsand mit Ton vermischt, sehr naß, sehr weich
23,5	29,0	Ton, sehr weich
23,5	31,0	Silt, naß weich, geneigt
24,0	28,0	Ton, sehr weich
25,5	30,5	Feinsand mit Ton vermischt, naß, weich
25,5	31,0	Feinsand, völlig trocken
26,0	34,0	Feinsand mit hohem Tongehalt, naß, relativ weich
26,5	30,0	Feinsand mit Silt vermischt, naß
27,0	34,0	Fotopapier
28,5	30,5	Silt, schlüpfrig
28,0	30,0	Karton
29,0	31,0	Silt, schlüpfrig

Der Durchschnitt der Minimalwerte liegt bei 25,79 mm, der Maximalwerte bei 30,75 mm. Aus dieser Aufstellung erkennt man, daß sich der Pace relativ konstant verhält und auch auf schwierigem Untergrund große Werte erreicht werden können. Der prognostizierte Wert liegt wiederum im obersten Abschnitt dieses Variationsbereiches. Für den Pace der Hinterextremitäten wurde aus 13 Fahrten ein absoluter Durchschnittswert von 28,28 mm errechnet.

Vorderextremitäten:

Der Pace der Vorderextremität schwankt durchschnittlich zwischen 23,33 mm und 33,68 mm, der aus 13 Fahrten berechnete absolute Durchschnitt liegt bei 31,09 mm. Der prognostizierte Wert von 29,26 mm liegt nahezu in der Mitte des durchschnittlichen Variationsbereiches.

Extremitätenlängen:

Hinterextremitäten:

Berechnet man aus dem oben genannten Durchschnitt der Maximalwerte des Pace von 30,75 mm die Gesamtlänge wie die Längen der einzelnen Abschnitte, so erhält man folgende Werte:

Gesamtlänge: 23,06 mm (am Tier gemessen = 23 mm = 0,26%-Fehler)

Femurlänge: 7,05 mm (am Tier gemessen = 7 mm = 0,70%-Fehler)

Tib./Fib.: 4,40 mm (am Tier gemessen = 6 mm = 36,3%-Fehler)

Höhe des

Acetabulum: ca. 4,43 mm

Vorderextremitäten:

Aus dem aus 13 Fährten errechneten Gesamtdurchschnitt von 31,09 mm für den Pace der Vorderextremitäten lassen sich folgende Werte bestimmen:

Gesamtlänge: 23,30 mm (am Tier gemessen = 21-22 mm = 5,9-10,9%-Fehler)

Humeruslänge: 7,13 mm (am Tier gemessen = 8 mm = 12,2%-Fehler)

Rad./Ulna: 6,46 mm (am Tier gemessen = 6 mm = 7,6%-Fehler)

Höhe des

Glenoids: ca. 4,48 mm

Abstand Hand-Fuß:

Die Handeindrücke liegen durchschnittlich 8,6 bis 13 mm vor den Fußindrücken, der aus 13 Fährten errechnete absolute Durchschnitt beträgt 11,16 mm. Der theoretisch zu erwartende Wert beläuft sich auf 12,5 mm.

Gangbreiten:

Bei den Gangbreiten ist es schwierig, eine Prognose zu stellen. Ausgehend von den Extremitätenlängen müßte S. atra eine Gangbreite der Hinterextremität von rund 20 mm zeigen, verwirklicht sind jedoch durchschnittliche Werte von 15,62-22,4 mm, der Durchschnittswert aus 13 Fährten liegt bei 18,63. Die Gangbreite der Vorderextremitäten liegt mit durchschnittlich 22 mm um 18,5 % höher. Die Gangbreiten der Vorderextremitäten sind weitaus variabler als die der Hinterextremitäten, sie können schmaler sein, sind jedoch meist breiter, so daß Prognosen äußerst schwierig zu stellen sind.

Scheinbare Rumpflänge:

Die aus den Fährten feststellbaren Rumpflängen für S. atra liegen bei durchschnittlich 31,24 mm, am Tier wurden 36 mm gemessen, das bedeutet eine Differenz von 15,2 %.

Schrittwinkel:

Theoretisch müßte das untersuchte Individuum einen Schrittwinkel der Füße von maximal 98,3 Grad zeigen. Verwirklicht ist jedoch ein durchschnittlicher Schrittwinkel von 93,43 Grad. Dabei besteht eine Variationsbreite von 63,75 bis 120,33 Grad.

Die Schrittwinkel der Vorderextremitäten sind durchschnittlich um mehr als 10 Grad kleiner, sie liegen im Durchschnitt bei 83,27 Grad. Die Variationsbreite ist hier nicht ganz so groß, sie bewegt sich zwischen 68,68 und 99,5 Grad.

Verhältnis Stride: Scheinbare Rumpflänge:

Diese Verhältnisse betragen theoretisch 1,20-1,27:1. Aus den Fährten ergeben sich jedoch durchschnittliche Verhältnisse von 0,92 - 1,59:1.

Der absolute aus 13 Fährten ermittelte Durchschnitt liegt bei 1,29:1.

Tab. 3:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Gesamt- durch- schnitt
Ge für Salaman- a. atra														
ddimentbeschaf- nheit	Feinsand mit Ton, nase	Feinsand mit Ton, nase	Feinsand mit Ton, nase	Feinsand mit Silt, nase	Silt, schlupf- rig	Silt, schlupf- rig	Silt, weich, geneigt	Ton, weich	Ton, weich	Feinsand, trocken, locker	Fotopa- pier, glatt	Karton	Karton	
tride	38,88	41,81	46,20	53,08	41,30	30,37	38,35	35,43	37,75	40,85	47,00	43,58	42,50	40,54
ce Fuß	26,62	28,41	29,95	28,50	29,00	30,00	27,28	26,72	25,80	28,96	29,25	28,42	28,83	28,28
ee Hand	32,12	33,16	33,68	30,57	23,33	31,75	29,30	30,44	30,90	32,29	30,66	33,50	32,58	31,09
stand Hand-Fuß	11,65	10,76	8,62	11,14	10,80	12,33	13,07	15,80	11,83	12,23	8,50	8,68	9,78	11,16
ogbreite Fuß	18,90	18,50	18,72	17,80	19,41	22,40	18,07	17,50	17,20	20,00	15,62	18,25	19,83	18,63
ogbreite Hand	26,00	25,45	23,90	19,75	18,33	23,75	20,60	24,77	23,70	23,95	19,83	25,25	25,20	23,11
upflänge	29,15	31,05	31,05	32,50	33,16	33,00	34,16	32,50	30,12	32,66	29,50	28,66	28,70	31,24
ide: Rumpflänge	1,3311	1,3411	1,4811	1,3211	1,24	0,92	,1211	1,0911	1,2511	1,2511	1,3911	1,5211	1,4811	1,2911
ritt- kel Grad	19,50	95,04	102,20	98,33	92,30	63,75	93,16	90,25	93,62	89,62	120,33	100,16	96,30	94,19
	69,95	77,50	95,45	93,20	88,00	81,00	86,75	68,68	76,37	79,61	99,50	83,33	75,60	82,68

Salamandra salamandra: (Tab. 4)

Vorbemerkungen:

S. salamandra zeigte sich unter den herrschenden zum Teil extremen Bedingungen der "Lage" mehr gewachsen als S. atra.

Die Ergebnisse beruhen auf 16 Fährten eines Individuums, dessen Körpermaße aus der Tabelle 2 zu ersehen sind.

Stride:

Nach seinen Körperproportionen wäre eine Stridelänge zwischen 49,84 und 53 mm zu erwarten. Tatsächlich bewegt sich der Stride durchschnittlich zwischen 42,22 auf weichem Ton und 59 mm unter geringer Wasserbedeckung. Nachfolgende Aufstellung soll zeigen, wie groß die Variationsbreite der Stridelängen in den verschiedenen Fährten sein kann:

Min.	Max.	in mm
35,0	56,0	Feinsand mit hohem Tongehalt, naß, relativ weich
40,0	53,5	Feinsand, naß
40,0	50,5	Ton, sehr weich
41,0	53,0	Silt, feucht, plastisch, geneigt
41,0	53,0	Feinsand, trocken, locker
41,0	54,5	Feinsand, naß
41,0	58,0	Feinsand mit hohem Tongehalt, sehr naß
44,0	56,5	Feinsand, feucht
46,0	50,5	Feinsand, naß, Kurvengang
46,5	56,5	Feinsand mit hohem Tongehalt, sehr naß
47,0	57,0	Feinsand, naß
53,0	65,0	Wasserbedeckung
53,5	64,0	Karton, rau
54,5	60,5	Ton, plastisch, geneigt
54,5	60,5	Karton, rau
54,5	61,0	Karton, rau

Auffallend ist, daß auf weichem Ton und bei Kurvengang der maximale Stride klein bleibt, unter Wasserbedeckung aber überdurchschnittlich groß wird. Dies kann nicht durch Schwimmbewegungen erklärt werden, da weder der Bewegungsablauf noch die erzeugten Eindrücke einen Übergang zu Schwimmbewegungen erkennen ließen. Nur wurde in diesem Fall und verschiedentlich auch auf anderem Untergrund eine Besonderheit im Lokomotionsablauf beobachtet: der Rumpf wurde stark angehoben und nach dorsal gekrümmt, so daß

das Tier hochbeinig lief, wie das auch schon von PEABODY bei einer nordamerikanischen Salamanderart beobachtet wurde (vgl. S. 50). Das Femur schien dabei ähnlich wie der Humerus etwas mehr vertikal gestellt zu sein. Vielleicht resultiert aus diesem Verhalten auch eine zusätzliche Verkürzung der scheinbaren Rumpflänge, d.h. zusätzlich zu der Verkürzung, die ohnehin infolge der lateralen Undulationen eintritt.

Überraschend ist auch der große Stride bei plastischem Ton und geneigter Ebene, die das Tier von unten nach oben überquerte; auch hier war das hochbeinige Gehen zu erkennen. Denkbar ist durchaus, daß durch die veränderte Extremitätenstellung ein größerer Raumgewinn erzielt werden kann.

Aus den gesamten Minimalwerten errechnet sich für den Stride ein Durchschnitt von 45,78 mm, aus den Maximalwerten von 56,87; die Differenz zwischen Prognose und tatsächlichen Werten ist somit nicht zu groß, zumal lokomotorische Besonderheiten von vorneherein in ihren Auswirkungen nicht abzuschätzen sind.

Pace:

Der durch die Extremitätenlänge festgelegte Pace der Hinterextremitäten müßte 35,2 mm betragen. Aus 16 Fährten errechnet sich ein absoluter Durchschnitt von 36,62 mm. In den einzelnen Fährten ist die Variationsbreite wie folgt:

Min.	Max. in mm	
28,0	42,0	Feinsand, naß
29,0	39,0	Feinsand mit hohem Tongehalt, naß, relativ weich
30,0	39,0	Feinsand, trocken, locker
30,5	43,0	Feinsand mit hohem Tongehalt, naß, relativ weich
31,0	38,5	Feinsand mit hohem Tongehalt, naß, Kurvengang
31,0	40,0	Silt, plastisch, geneigt
32,0	40,0	Feinsand, naß
32,0	38,5	Ton, sehr weich
32,5	40,0	Feinsand, feucht
32,0	42,0	Feinsand mit hohem Tongehalt, naß, relativ weich
35,0	39,0	Karton, rau
35,0	40,5	Feinsand mit hohem Tongehalt, naß
37,0	41,0	Ton, plastisch, geneigt
37,0	44,0	Wasserbedeckung
37,5	40,0	Karton, rau
38,0	46,5	Karton, rau

Der höchste Wert kam auch hier wieder unter Wasserbedeckung zustande. Insgesamt ergibt sich eine durchschnittliche Variationsbreite von 32,96 mm (Durchschnitt der Minimalwerte) bis 40,81 mm (Durchschnitt der Maximalwerte). Der theoretische Wert von 35,2 mm liegt damit ungefähr in der Mitte dieses Variationsbereiches.

Für die Vorderextremitäten konnte nur in einer Fährte ein kleinerer Wert als bei der Hinterextremität ermittelt werden. Die mittleren Werte der einzelnen Fährten liegen zwischen 32 und 47 mm, der absolute, aus 16 Fährten errechnete Durchschnitt ist 41,14 mm.

Extremitätenlängen:

Hinterextremitäten:

Legt man der Berechnung der Extremitätenlängen und deren Abschnitte die aus 16 Fährten ermittelten Durchschnittswerte zu Grunde, kommt man zu folgenden Ergebnissen:

Gesamtlänge: 28,83 mm (am Tier gemessen = 26,5 mm = 8,79%-Fehler)

Femurlänge: 8,82 mm (am Tier gemessen = 8,0 mm = 10,25%-Fehler)

Tib./Fib.: 7,00 mm (am Tier gemessen = 8,0 mm = 14,28%-Fehler)

Höhe des

Acetab.: ca. 5,2 mm

Vorderextremitäten:

Hier schwanken die Pacewerte zu stark, als daß eine Berechnung der Extremitätenlängen korrekt erfolgen kann.

Abstand Hand-Fuß:

Die Handeindrücke liegen in den einzelnen Fährten durchschnittlich 9,41-15,67 mm vor den Fußindrücken, der absolute Mittelwert beträgt 12,83 mm. Eine Konstruktion der Fährte nach den Körperdaten zeigt einen Hand-Fußabstand von 17,5 mm. Der kürzere tatsächlich gemessene Abstand läßt sich mit lateralen Körperundulationen erklären, die eine Verkürzung der Rumpflänge und demgegenüber eine relative Verlängerung des Strides der Füße bewirken, so daß Hände und Füße dichter hintereinander zu liegen kommen.

Gangbreiten:

Theoretisch müßte die Gangbreite der Hinterextremitäten bei 21,5 mm liegen, durchschnittlich liegen sie jedoch etwas höher zwischen 23 und 27,1 mm, der absolute Mittelwert (aus 16 Fährten) beträgt 25,88 mm. Die Gangbreite der Vorderextremität ist nur in einer

einziges Fährte kleiner als die der Hinterextremität, im Mittel ist sie um mehr als 20 % größer.

Scheinbare Rumpflängen:

Die scheinbare Rumpflänge ist in den Fährten stets kürzer als die reale Rumpflänge; die Differenz beläuft sich auf durchschnittlich 20 %; die größte aus den Fährten ermittelte Rumpflänge beträgt 38,85, die am Tier gemessene 45 mm.

Schrittinkel:

Aus den Körpermaßen lassen sich Schrittinkel für die Hinterextremitäten von 90 bis 104,8 Grad ermitteln. Tatsächlich ist in den Fährten eine größere Spannbreite vorhanden, die von durchschnittlich 75,23 bis 98,0 Grad reicht. Der aus 16 Fährten errechnete absolute Mittelwert liegt bei 89 Grad.

Die Vorderextremitäten zeigen entsprechend ihrer größeren Gangbreite kleinere Schrittinkel, sie reichen durchschnittlich von 67,3 bis 85,66 Grad. Der absolute Mittelwert liegt hier bei nur 78,1 Grad. S. salamandra zeigt also in seinen Fährten kleinere Schrittinkel als S. atra.

Verhältnis Stride: Scheinbare Rumpflänge:

Dieses Verhältnis müßte gemäß den Körperproportionen und den damit zu erwartenden Stridelängen zwischen 1,10 und 1,17:1 betragen. In den Fährten reicht die Skala der Verhältniszahlen von 1,11 bis 1,61, der absolute Durchschnitt kann mit 1,37:1 ermittelt werden.

Tab. 4:

Masse für Seilman- dra salamandra in mm	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Sedimentbeschaf- fenheit	Feinsand, trocken, locker	Feinsand, feucht	Feinsand, nass	Feinsand mit Ton, nass	Feinsand mit Ton, nass	Feinsand mit Ton, nass	Feinsand mit Ton, nass	Feinsand mit Ton, nass	Silt, schlupf- rig	Ton, sehr weich	Ton, plastisch, geneigt	Silt, plastisch, geneigt
Stride	46,00	51,31	50,91	48,33	48,42	50,12	52,50	48,88	45,60	42,22	56,00	47,81
Pace Fuß	34,07	35,61	34,21	35,75	36,43	36,72	37,42	35,42	33,64	35,07	39,12	34,94
Pace Hand	35,42	40,42	38,50	44,00	40,16	43,09	46,57	39,91	32,00	39,33	47,00	39,27
Abstand Hand-Fuß	14,12	17,11	13,68	14,00	14,87	14,50	11,25	14,78	15,43	15,67	12,00	12,30
Gangbreite Fuß	25,42	24,27	23,00	26,50	26,56	27,10	26,50	24,78	24,50	27,95	26,80	24,72
Gangbreite Hand	26,50	30,07	29,35	35,10	31,33	34,80	36,50	34,60	23,50	32,54	36,50	29,66
Rumpflänge	36,50	38,25	37,33	36,70	36,40	38,85	37,16	37,41	38,00	37,90	38,66	36,06
Striderumpflänge	1,2611	1,3411	1,3611	1,3111	1,3311	1,2911	1,4111	1,3011	1,2011	1,1111	1,5011	1,3211
Schritt- winkel in Grad	83,41 81,25	92,93 78,41	92,50 77,00	84,90 70,30	82,64 70,60	87,10 74,05	89,50 73,50	88,16 79,41	82,16 81,00	75,23 67,31	93,33 77,33	86,62 77,31

Tab. 4:

Mäße für Salamandra salamandra in mm	13	14	15	16		
Sedimentbeschaffenheit	Wasserbedeckung	Karton	Karton	Karton		Gesamtdurchschnitt
Stride	59,00	59,00	56,83	58,16		55,07
Pace Fuß	40,60	40,50	38,75	37,60		36,61
Pace Hand	45,20	43,41	42,37	41,62		41,14
Abstand Hand-Fuß	9,42	10,35	10,10	9,80		12,83
Gangbreite Fuß	28,10	25,66	27,12	25,25		25,88
Gangbreite Hand	31,90	30,83	32,62	31,50		31,70
Rumpflänge	38,75	38,30	36,33	36,00		37,41
Stride:Rumpflänge	1,52:1	1,54:1	1,56:1	1,61:1		1,37
Schrittwinkel in Grad	Fuß 92,62 Hand 85,16	99,00 90,40	94,16 81,00	98,00 85,66		89,00 78,10

Triturus cristatus: (Tab. 5)

Vorbemerkungen:

Es liegen 12 Triturus cristatus-Fährten vor, erzeugt von drei Individuen. Der große Teichmolch oder Kamm-Molch stellt von seinen Proportionen und seinem Grad der Anpassung an das terrestrische Leben - während der Fortpflanzungszeit und zum Teil auch danach hält er sich lange in Gewässern auf - einen ganz anderen Typ dar als die Salamander. Sein Rumpf ist lang, die Extremitäten dagegen relativ kurz, der coupling value liegt bei 1,00 - 1,19. Der Schwanz ist nicht drehrund wie bei den beiden Salamandern, sondern lateral abgeflacht, so daß unter günstigen Bedingungen charakteristische Schleifspuren entstehen. Manchmal konnten Muskelkontraktionen beobachtet werden, die den Schwanz in Form lateraler Wellen von distal nach proximal durchliefen, anscheinend weitgehend unabhängig von der Bewegungsphase des Rumpfes.

Stride:

Aufgrund der Körpermaße (vgl. Tab. 2) lassen die drei Versuchstiere Stridelängen von 37,6-40,0; 41,3-44,0 und 42,3-45,0 mm erwarten. Die Tabelle 5 zeigt die durchschnittlich tatsächlich erreichten Werte geordnet nach den Pacelängen. Eine Unterscheidung der Individuen aufgrund der Meßwerte ist nur schwer möglich, da die Sedimentbeschaffenheit einen großen Einfluß auf die durchschnittlichen Längen der verschiedenen Strecken ausübt. Am ehesten kann man sich an den aus den Fährten ermittelten, scheinbaren Rumpflängen orientieren. Der geringste durchschnittliche Stride beträgt 31,75 mm (scheinbare Rumpflänge = 43,25) auf sehr weichem Ton, der größte durchschnittliche Stride 55,16 mm (scheinbare Rumpflänge = 56,4 mm) ebenfalls auf sehr weichem Ton. Die letzten Daten rühren von einer Fährte her, die sowohl aus lokomotorischer als auch aus quantitativer Sicht einen Sonderfall darzustellen scheint, denn in ihr werden, neben dem sehr großen Stride, auch äußerst hohe Pacewerte und Abstände von Händen und Füßen gemessen, wie sie aufgrund der Körnermaße eigentlich gar nicht auftreten dürften. Auch wird eine über die reale Rumpflänge hinausgehende, scheinbare Rumpflänge von 56,4 mm ermittelt. Was die Lokomotion anbelangt, so zeigten sich die oben erwähnten wellenformigen, lateralen Undulationen des Schwanzes während der Bewegung. Es liegt die Vermutung nahe, daß hier der Schwanz durch den Bodenkontakt und seine Eigenbewegungen aktiv den Körper vorwärtstreibt und somit eine zusätzliche Antriebsquelle

darstellt, die zu einer Vergrößerung aller Fährtdaten führt. Wichtig ist jedoch, daß das Verhältnis von Stride: Scheinbare Rumpflänge einen für Triturus cristatus charakteristischen Wert zeigt. Generell bewegen sich die durchschnittlichen Stridewerte innerhalb des theoretisch angenommenen Variationsbereiches, Abweichungen nach unten oder oben sind gering und ergeben sich aus den verschiedenen Sedimentbeschaffenheiten.

Pace:

Theoretisch müssen die Pacewerte bei 26,6; 29,2 und 29,9 mm für die Hinterextremitäten liegen. Die tatsächlichen Werte bewegen sich zwischen 24,14 und 29,23 mm, eine Ausnahme stellt wiederum die Fährte Nr. 11 dar, bei der ein durchschnittlicher Pace von 32,33 mm ermittelt wurde. Die Vorderextremitäten sollten theoretische Werte von 25,93 und 27,99 mm zeigen. Sie liegen jedoch in allen Fährten z.T. beträchtlich höher. Das kann eigentlich nur damit begründet werden, daß der Humerus nicht in einer horizontalen Ebene während der Lokomotion schwingt, sondern mehr oder weniger stark in einer nach unten geneigten Ebene.

Extremitätenlängen:

Die Extremitätenlängen werden aus einem Gesamtdurchschnitt für den Pace (von Vorder- und Hinterextremitäten) aller drei Individuen berechnet und mit durchschnittlichen Werten für die Extremitätenlängen wie für die Längen ihrer proximalen und distalen Abschnitte verglichen.

Hinterextremitäten:

Gesamtlänge: durchschnittlich 20,39 mm (an den Tieren wurden im
Durchschnitt 21,37 mm gemessen = 4,8%-Fehler)

Femurlänge: durchschnittlich 6,23 mm (an den Tieren wurden im
Durchschnitt 6,25 mm gemessen = 0,32%-Fehler)

Tib./Fib.-Länge: läßt sich nicht festlegen

Vorderextremitäten:

Gesamtlänge: durchschnittlich 23,08 mm (an den Tieren wurden im
Durchschnitt 20 mm gemessen = 15,4%-Fehler)

Humeruslänge: durchschnittlich 7,05 mm (an den Tieren wurde im
Durchschnitt 6,83 mm gemessen = 3,3%-Fehler)

Rad./Ulna-Länge: läßt sich nicht festlegen

Höhe des Acetabulum: ca. 3,9 mm

Höhe des Glenoid: ca. 4,4 mm

Abstand Hand-Fuß:

Die großen Rumpflängen und die verhältnismäßig kurzen Extremitäten haben zur Folge, daß die Handeindrücke relativ weit vor den Fußindrücken zu liegen kommen. In der Regel liegen die Handeindrücke der einen Seite den Fußindrücken der anderen Seite gegenüber. Zu erwarten sind Abstände von ca. 20,5-22,0 mm. Der geringste tatsächliche Abstand liegt bei 16,1, der größte bei 28,83 mm, die meisten liegen jedoch zwischen 19,25 und 25,25 mm.

Gangbreite:

Bei den drei Individuen sollten die Gangbreiten theoretisch 18 und 19 mm für die Hinterextremitäten betragen; die tatsächlichen Durchschnittswerte schwanken zwischen 14,41 und 19,0 mm. Die Gangbreiten der Vorderextremitäten sind wiederum erheblich größer als nach den Extremitätenlängen zu erwarten wäre.

Scheinbare Rumpflängen:

Die realen Rumpflängen betragen 40, 42 und 46 mm. Aus den Fährten lassen sich Rumpflängen ermitteln, die von 38,41 bis 56,4 mm reichen.

Schrittwinkel:

Nach den theoretischen Fährtenkonstruktionen liegen die Schrittwinkel der Hinterextremitäten bei 94,82; 96,87 und 99,0 Grad. Als kleinster Wert wurden 83,25 Grad und als höchster 114,66 Grad gemessen. Das ergibt einen ungefähren Durchschnitt von 98,95 Grad.

Für die Vorderextremitäten hat es wenig Sinn, Voraussagen zu treffen, da hier weder die Gangbreiten noch die Schrittwinkel kalkulierbar sind. Die Schrittwinkel liegen wieder entsprechend der höheren Gangbreite um einiges niedriger.

Verhältnis Stride: Scheinbare Rumpflänge

Nach den Körpermaßen wären Verhältniszahlen zwischen 0,91-0,97, 0,94-1,00 und 0,98-1,04 zu erwarten. Aus den Fährtenwerten lassen sich drei Gruppen zusammenstellen: 0,73-0,87; 0,97-0,99 und 1,01-1,14. Diese sehr niedrigen Verhältnisse sind charakteristisch für Fährtenenerzeuger, die proportioniert sind wie die Kamm-Molche, also große Rumpflängen und kurze Extremitäten besitzen.

Vereinzelte können natürlich auch "short coupled" Tiere auf schwierigem Untergrund Fährten mit ähnlich niedrigen Werten erzeugen. Treten jedoch bei morphologisch gleichen Fährten konstant diese Verhältniszahlen auf, so ist mit langen Rümpfen zu rechnen, wobei zwar eine Mindestlänge angegeben werden kann, die realen Längen aber oft nicht exakt festzulegen sind.

Tab. 5:

Mäße für Triturus oristatus in mm	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Sedimentbeschaf- fenheit	Feinsand, trocken, locker	Feinsand, trocken, locker	Feinsand, naß	Feinsand, mit Ton, naß	Feinsand mit Ton, naß	Silt, schluff. rig	Silt, weich, geneigt	Ton, weich	Ton, weich	Ton, weich	Feinsand mit Silt, Wasserbed.	Karton
Stride	42,83	45,38	39,66	44,71	46,66	40,58	34,64	31,75	55,16	39,70	44,10	37,00
Pace Fuß	27,37	29,23	26,18	29,06	27,75	27,42	24,43	24,14	32,33	24,66	29,21	24,50
Pace Hand	32,25	33,28	30,21	31,25	27,25	31,50	27,78	28,87	33,64	30,50	33,90	28,90
Abstand Hand-Fuß	16,10	23,35	20,50	21,71	22,62	19,25	23,21	25,25	28,83	25,62	21,66	20,00
Gangbreite Fuß	16,87	18,83	16,81	18,31	15,12	17,71	16,68	17,28	14,41	14,66	19,00	16,33
Gangbreite Hand	21,50	22,16	21,20	21,50	19,00	23,35	21,28	22,75	14,16	21,83	24,00	22,90
Rumpflänge	37,50	46,66	40,33	44,16	47,00	38,41	39,90	43,25	56,40	45,25	44,37	37,25
Stride/Rumpflänge	1,14:1	0,97:1	0,98:1	1,01:1	1,09:1	1,05:1	0,86:1	0,73:1	0,97	0,87:1	0,99:1	0,99:1
Schritt- winkel in Grad	100,00	100,25	100,58	101,64	113,00	92,00	91,91	83,25	114,66	109,66	99,50	98,00
Hand	83,66	90,83	84,10	97,80	103,83	78,10	77,16	78,66	119,16	85,00	90,62	63,37

Triturus alpestris: Tab. 6)

Vorbemerkungen: Der Bergmolch ist etwas kleiner als der Kamm-Molch und in seinen Proportionen diesem ganz und gar nicht ähnlich. Die Proportionen sind eher mit denen des Alpensalamanders vergleichbar, der Rumpf ist kurz, die Extremitäten relativ länger; der coupling value beträgt ca. 0,83. Trotz des relativ geringen coupling value sind die Einzel-Fährten in der Regel nur schwach alternierend bis wechselseitig angeordnet. Über die Körpermaße vergleiche Tab. 2. Es liegen 10 Fährten eines Individuums vor.

Stride:

Aus den Körpermaßen lassen sich Stridelängen zwischen 31,97 und 34 mm berechnen, die durchschnittlichen Fährtenwerte liegen zwischen 21,07 auf sehr weichem, geneigtem Silt sowie 36,56 unter schwacher Wasserbedeckung. Die folgende Tabelle soll die absoluten Mindest- und Höchstwerte in den einzelnen Fährten und die Abhängigkeit der Stridelängen von der Sedimentbeschaffenheit veranschaulichen:

Min.	Max.	Sedimentbeschaffenheit bzw. Unterlage
16	24	Silt, sehr weich, geneigt
23,5	29	Silt, weich, geneigt
24	30	Silt mit Feinsand vermischt, sehr naß, weich, klebrig
24	32	Silt mit Feinsand vermischt, naß, klebrig
25	29	Silt, naß, weich
25	33	Karton, rau
26	29	Silt mit Feinsand vermischt, naß, weich, klebrig
28	34	Silt mit Feinsand vermischt, sehr naß, weich, klebrig
34	37	Feinsand, trocken, locker
34	41	Wasserbedeckung, Feinsand mit Silt vermischt

Die Liste zeigt, daß der Bergmolch eigentlich mit jeder Sedimentbeschaffenheit bzw. Unterlage zurechtkommt, ausgenommen der sehr weiche, geneigte Silt. Auffallend sind die sehr großen Stridelängen bei Wasserbedeckung und in lockerem Sand. Der Durchschnitt aus den Mindestwerten ergibt 25,95 mm, aus den Maximalwerten 31,8 mm. Somit liegen die theoretischen Werte etwas höher. Der aus allen 10 Fährten errechnete Gesamtdurchschnitt beträgt 28,61 mm.

Pace:

Nach der Länge der Hinterextremitäten sollte deren Pace 22,6 mm betragen. In den einzelnen Fährten belaufen sich die durchschnittlichen Pacewerte auf 14,5 mm über sehr weichem, geneigtem Silt bis 24,31 mm

unter schwacher Wasserbedeckung. Folgende Mindest- und Maximalwerte konnten in den einzelnen Fährten gemessen werden:

Min.	Max.	Sedimentbeschaffenheit bzw. Unterlage
14,5	19	Silt, sehr weich, geneigt
16	20	Silt, weich, geneigt
17	19	Silt, naß, weich
18	21	Feinsand mit Silt vermischt, sehr naß, weich, klebrig
18	22	Feinsand mit Silt vermischt, naß, weich, klebrig
18,5	21,5	Feinsand mit Silt vermischt, sehr naß, weich, klebrig
19	21	Feinsand mit Silt vermischt, naß, weich, klebrig
19,5	24	Karton, rau
21	25,5	Feinsand, trocken, locker
23	26	Wasserbedeckung, Feinsand mit Silt vermischt

Wie beim Stride sind auch hier die Werte in trockenem Sand und unter Wasserbedeckung am höchsten, während bei sehr weichem, geneigtem Silt die Pacelängen stark reduziert werden. Die Mindestwerte ergeben einen Durchschnitt von 18,45 mm, die Maximalwerte von 21,9 mm. Der theoretische Wert von 22,6 mm wird damit nicht ganz erreicht. Der aus 10 Fährten berechnete Gesamtdurchschnitt liegt bei 20,07 mm; er bleibt also um mehr als 2 mm unter dem erwarteten Wert.

Die Pacewerte für die Vorderextremitäten sind bei den unter leichter Wasserbedeckung und im lockeren Sand erzeugten Fährten den Werten der Hinterextremitäten etwa gleich, bei den übrigen Fährten liegen sie stets höher, im Durchschnitt beträgt die Differenz 1,6 mm. Der theoretische Wert würde 23,27 mm ausmachen, die durchschnittlich erreichten Werte liegen zwischen 19,9 und 24,31 mm. Der aus 10 Fährten berechnete Gesamtdurchschnitt beträgt 21,68 mm.

Extremitätenlängen:

Legt man für die Berechnungen der Extremitätenlängen die aus 10 Fährten errechneten Durchschnittswerte zu Grunde, so erhält man:

Hinterextremität:

Gesamtlänge = 16,4 (am Tier gemessen = 17,0 mm = 3,6%-Fehler)
 Femurlänge = 5,0 (am Tier gemessen = 6,0 mm = 20%-Fehler)
 Tib./Fib. = 3,4 (am Tier gemessen = 4,0 mm = 17,6%-Fehler)

Vorderextremität:

Gesamtlänge = 17,5 (am Tier gemessen = 16,5 mm = 6,0%-Fehler)
 Humerus = 5,3 (am Tier gemessen = 5,0 mm = 6%-Fehler)
 Rad./Ulna = 4,8 (am Tier gemessen = 5,0 mm = 4,1%-Fehler)

Für die Höhen von Glenoid und Acetabulum werden ca. 3,5 mm errechnet.

Abstand Hand-Fuß:

Da der Bergmolch einen kürzeren Rumpf als der Kamm-Molch besitzt, müssen die Handeindrücke dichter auf die Fußeindrücke folgen. Dies ist in der Regel auch der Fall. Zu erwarten wäre ein Abstand von ca. 10,5 mm, tatsächlich verwirklicht sind Abstände zwischen durchschnittlich 7,0 und 14,35 mm, der absolute Durchschnitt liegt bei etwas mehr als 10 mm. Folglich müssen laterale Undulationen des Körpers während der Bewegung erfolgen, die die Handeindrücke etwas dichter vor die Fußeindrücke zu liegen bringen.

Gangbreite:

Für die Gangbreiten der Hinterextremitäten lassen sich nach den Körpermaßen Werte von rund 15 mm ermitteln. Verwirklicht sind in den Fährten durchschnittliche Werte von 12,1 bis 17,25 mm, der absolute Durchschnitt liegt bei 14,23 mm. Für die Vorderextremitäten waren aus den Fährten durchschnittliche Werte von 14,83 bis 17,35 mm zu ermitteln waren, der absolute Durchschnitt beträgt 16,03 mm.

Scheinbare Rumpflängen:

Die am Tier gemessene reale Rumpflänge beträgt 28 mm, in den Fährten schwanken die scheinbaren Rumpflängen zwischen 22,6 und 28,55 mm; der Durchschnitt beträgt 25,10 mm. Die Differenz zwischen realer und scheinbarer Rumpflänge macht durchschnittlich 2,80 mm oder 11,30 % aus.

Schrittwinkel:

Für die Schrittwinkel der Hinterextremitäten kann ein Wert von maximal 96,87 Grad vorhergesagt werden. In den Fährten werden durchschnittliche Schrittwinkel von 83,3 bis 95,28 Grad erreicht; der absolute Durchschnittswert liegt bei 88,26 Grad. Damit scheint der theoretische Wert etwas zu hoch angesetzt zu sein. Für die Vorderextremitäten liegen die theoretischen Schrittwinkel bei maximal 93,14 Grad, in den Fährten sind Winkel von 77,52 bis 94,25 Grad verwirklicht, der absolute Durchschnitt beträgt 83,57 Grad.

Verhältnis Stride: Scheinbare Rumpflänge:

Theoretisch müßte dieses Verhältnis zwischen 1,13 und 1,21 betragen. Die Skala der tatsächlich aus den Fährten ermittelten Verhältniszahlen bewegt sich zwischen 0,96 bei nassem, weichem Schlamm und 1,31 unter schwacher Wasserbedeckung; der absolute Durchschnitt ist 1,13.

Tab. 6:

Mäße für Triturus alpestris in mm	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Gesamt- durch- schnitt
Sedimentbeschaf- fenheit	Feinsand, trocken, locker	Silt mit Feinsand, nahe	Silt mit Feinsand, sehr nahe	Silt mit Feinsand, nahe	Silt mit Feinsand, sehr nahe	Silt, weich	Silt, weich, geneigt	Silt, weich, geneigt	Feinsand mit Silt, wasserbed.	Karton	
Stride	35,57	27,30	26,88	27,97	29,62	27,00	21,07	26,00	36,56	28,22	28,61
Pace Fuß	23,60	20,16	19,50	19,50	19,20	17,93	17,00	18,25	24,31	21,33	20,07
Pace Hand	23,65	21,16	21,16	22,60	21,16	20,41	20,25	19,91	24,31	22,22	21,68
Abstand Hand-Fuß	11,54	8,57	9,54	8,67	7,00	14,35	13,16	13,14	9,79	10,15	10,54
Gangbreite Fuß	16,11	15,41	14,00	13,88	12,10	12,22	12,50	12,66	17,25	16,18	14,23
Gangbreite Hand	15,33	16,58	16,45	17,35	14,83	15,66	16,50	14,75	16,40	16,45	16,03
Rumpflänge	28,55	22,60	23,66	22,88	23,00	23,00	24,00	26,00	27,85	24,90	25,14
Stride/Rumpflänge	1,24:1	1,20:1	1,13:1	1,22:1	1,28:1	0,96	0,87:1	1,00:1	1,31:1	1,13:1	1,13:1
Schritt- winkel in Grad	91,83	83,30	85,11	90,69	91,75	95,28	76,07	90,40	93,85	84,37	88,26
Hand	94,22	83,30	79,77	77,52	93,50	81,00	68,33	83,50	94,25	80,40	85,57

Triturus vulgaris: (Tab. 7)

Vorbemerkungen:

Triturus vulgaris (kleiner Teich-Molch) soll nach Triturus helveticus der lebhafteste einheimische Molch sein. Er ist erheblich kleiner als Triturus cristatus aber in der Regel größer als T. helveticus. Von den Körperproportionen her ist er eher mit dem Bergmolch zu vergleichen.

Die geringe Körpergröße und das damit verbundene kleine Gewicht führt dazu, daß deutbare Fährten nur auf einem weichen, meist mehr oder weniger siltigem Untergrund erzeugt werden. Damit entfällt die Möglichkeit, die Sedimentbeschaffenheit in größerem Umfange zu variieren. Deshalb beruhen die Ergebnisse in diesem Falle nur auf drei Fährten eines Individuums.

Stride:

Die Körperproportionen des Versuchstieres lassen einen theoretischen Stride zwischen 32,0 und 34,0 mm erwarten, tatsächlich schwanken in den Fährten die Stride-Längen zwischen 32,00, und 32,35 mm, der Gesamtdurchschnitt liegt bei 32,20 mm. Die nachfolgende Auflistung der jeweiligen Minimal- und Maximalwerte soll die Abhängigkeit des Stride von der Sedimentbeschaffenheit bzw. von der Art der Unterlage zeigen, soweit dies bei der geringen Zahl an Beispielen überhaupt möglich ist.

Min.	Max.	in mm
28,0	36,5	Silt mit Feinsand vermischt, naß weich, geneigt
28,0	36,5	Karton, schwarz, rauh
29,5	36,0	Silt, weich

Art und Beschaffenheit des Untergrundes üben keinen nennenswerten Einfluß auf die Stride-Länge aus, egal ob die Fläche eben oder geneigt ist, und das Tier bergauf laufen muß. Der Durchschnitt aus den Minimalwerten liegt bei 28,5 mm, der aus den Maximalwerten bei 36,3 mm. Der theoretische Wert liegt damit ungefähr in der Mitte dieses Variationsbereiches.

Pace:

Aus der Länge der Hinterextremitäten ergibt sich ein theoretischer Wert für den Pace von 22,6 mm. Der durchschnittliche Pace liegt in den Fährten zwischen 21,5 und 22,18 mm, der Gesamtdurchschnitt bei 21,81 mm. Unter den verschiedenen Untergrundverhältnissen ergeben sich folgende Minimal- und Maximalwerte:

Min.	Max. in mm	
18,0	23,0	Silt mit Feinsand vermischt, naß, weich, geneigt
17,5	26,0	Karton, rauh
19,0	25,0	Silt, weich

Sowohl der kleinste als auch der größte Wert wurde auf dem rauhen Karton erzeugt. Der Durchschnitt aus den Minimalwerten liegt bei 18,16 mm, der aus den Maximalwerten bei 24,66 mm. Damit liegt der theoretische Wert ungefähr in der Mitte dieses Variationsbereiches.

Extremitätenlängen:

Hinterextremitäten:

Eine Berechnung der Extremitätenlängen aus dem Durchschnitt dieser drei Fährten bringt - soviel sei vorweggenommen - sehr gute Ergebnisse:

Gesamtlänge der Hinterextremität: 16,31 mm (am Tier gemessen: 17 mm
= 4,23%-Fehler)

Länge des Femur: 4,98 mm (gemessen: 5,0 mm = 0,4%-Fehler)

Länge von Tib./Fib.: 3,93 (gemessen: 4,0 mm = 1,7%-Fehler)

Vorderextremitäten:

Gesamtlänge der Vorderextremität: 16,55 mm (am Tier gemessen: 16,0 mm
= 3,4%-Fehler)

Länge des Humerus: 5,06 mm (gemessen: 5,0 mm = 1,2%-Fehler)

Die Länge des Unterschenkels kann nicht berechnet werden, da aus den Fährten eine einwandfreie Bestimmung der Handlänge nicht möglich war.

Abstand Hand-Fuß:

Eine Prognose zu den Abständen zwischen Hand- und Fußindrücken ergibt ca. 6 mm. In den Fährten jedoch schwanken diese Abstände zwischen 7,5 und 8,85 mm, der Durchschnitt beträgt 8,15 mm. Der kleinste Wert wurde mit 4 mm, der größte mit 12 mm registriert.

Gangbreiten:

Die Gangbreite der Hinterextremitäten dürfte theoretisch einen Wert von 15,5 mm annehmen, in den Fährten liegen die durchschnittlichen Werte zwischen 13,88 und 15,31, der Durchschnitt beträgt 14,5 mm. Dabei ist der kleinste Wert 9,5 mm, der größte 18,5 mm. Die Gangbreiten der Vorderextremitäten sind im Gesamtdurchschnitt geringfügig kleiner als die der Hinterextremitäten, ihr niedrigster Wert liegt bei 6 mm, ihr höchster bei 19 mm, die Variationsbreite ist also enorm.

Scheinbare Rumpflänge:

Die reale Rumpflänge beläuft sich auf 24 mm. Aus den Fährten dagegen kann eine durchschnittliche scheinbare Rumpflänge von 23,89 mm bestimmt werden, was einem Unterschied von nur 4,6 % gegenüber der realen Rumpflänge entspricht.

Schrittwinkel:

Nach den Berechnungen aus Rumpf- und Extremitätenlängen müßten sich die Schrittwinkel der Hinterextremitäten auf 90,13-97,56 Grad belaufen, was ein Durchschnitt von rund 94 Grad ergibt. Aus den drei Fährten wird zwar ein Durchschnitt von 92,77 Grad ermittelt, aber die Variationsbreite ist beachtlich. Der kleinste Wert liegt bei 81, der größte bei 110 Grad.

Für die Vorderextremitäten kann kein theoretischer Wert prognostiziert werden. Der Fährtenwert liegt im Durchschnitt bei 95,11 Grad, wobei der niedrigste Wert sich auf 81,5, der höchste auf 109,5 Grad beläuft. Die Variationsbreite deckt sich also ungefähr mit der der Hinterextremitäten.

Verhältnis von Stride: Scheinbare Rumpflänge:

Das Verhältnis von theoretisch möglichem Stride/realer Rumpflänge liegt zwischen 1,33 und 1,41. Aus den Fährten lassen sich Verhältnisse zwischen 1,29 und 1,39 bestimmen. Daß der theoretische Wert nicht ganz erreicht wird, müßte eigentlich bedeuten, daß T.vulgaris wenige Tendenzen zu lateralen Körperundulationen zeigt.

Beobachtungen an den Fährten frei lebender Triturus vulgaris

Mit den aus den Versuchen gewonnenen Erfahrungen können einige in ausgetrockneten Pfützen beobachtete Urodelen-Fährten nach quantitativen Aspekten Triturus vulgaris zugeordnet werden (Taf. 1). Vergleicht man die quantitativen Fährten Daten dieser unter völlig natürlichen Bedingungen zustande gekommenen Fährten - unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Rumpflängen - mit den aus den Experimenten gewonnenen Daten (Tab. 7 A, B), so ist unschwer festzustellen, daß sie sich in denselben Größenordnungen bewegen. Außerdem weichen die Daten nur geringfügig von den in Tab. 11, S. 121 für Triturus vulgaris theoretisch geforderten Daten ab. Andererseits lassen sich aus diesen drei Fährten folgende Werte für die Extremitätenlängen und die Längen ihrer einzelnen Abschnitte berechnen:

	Exemplar 1	Exemplar 2	Exemplar 3
Hinterextremität, insgesamt	19,40	14,42	15,68 mm
Femurlänge	5,93	4,41	4,79 mm
Tib./Fib.-Länge	?	?	? mm
Vorderextremität, insgesamt	17,60	15,43	15,52 mm
Humeruslänge	5,38	4,71	4,75 mm
Radius/Ulna-Länge	?	?	? mm
coupling value	0,82	0,66	0,76

(Die Längen der distalen Extremitätenabschnitte können nicht berechnet werden, weil die Fuß- bzw. Handlängen nicht exakt zu ermitteln waren.) Der Durchschnittswert des coupling value liegt bei 0,74, bei dem Versuchstier bei 0,72.

Diese den realistischen Verhältnissen sehr angenäherten Werte für die Extremitätenlängen können als weiterer Beweis dafür gewertet werden, daß es möglich ist, aus den Führten auf die Körperproportionen zu schließen.

Tab. 7 A:

Masse für Triturus vulgaris in mm	1	2	3	
Sedimentbeschaffenheit	Silt, Sand, weich	Silt + Sand, geneigt	Karton	Gesamtdurchschnitt
Stride	32,27	32,00	32,35	32,20
Pace Fuß	21,70	21,55	22,18	21,81
Pace Hand	22,85	21,44	22,07	22,12
Abstand Hand-Fuß	8,11	8,35	7,50	8,15
Gangbreite Fuß	13,88	14,31	15,31	14,50
Gangbreite Hand	16,08	14,25	12,78	14,37
Rumpflänge	23,87	24,68	23,16	23,89
Stride:Rumpflänge	1,3511	1,2911	1,3911	1,3411
Schrittwinkel in Grad	95,05	93,43	89,85	92,77
Hand	91,00	91,43	102,91	95,11

Tab. 7 B:

Masse für Triturus vulgaris wild lebende Ex.	Exemplar 1	Exemplar 2	Exemplar 3
Sedimentbeschaffenheit	Ton schlamm, weich	wie 1	wie 1
Stride	38,80	28,05	26,56
Pace Fuß	25,24	19,70	19,01
Pace Hand	22,90	21,08	18,81
Abstand Hand-Fuß	12,62	6,48	10,24
Gangbreite Fuß	15,65	14,18	13,72
Gangbreite Hand	14,02	12,20	13,11
Rumpflänge	30,38	19,90	23,89
Stride:Rumpflänge	1,2711	1,4011	1,1111
Schrittwinkel in Grad	97,50	87,00	88,37
Hand	102,00	98,50	90,87

Triturus helveticus: (Tab. 8)

Vorbemerkungen:

Triturus helveticus, wegen eines fadenförmigen Fortsatzes an der Schwanzspitze auch Fadenmolch genannt, wird vielfach als der lebhafteste der einheimischen Molche bezeichnet. Dies bestätigte sich in den Versuchen sowohl durch sein Verhalten als auch durch die Fährtenproportionen. Von allen Schwanzlurchen erreichte er den mit Abstand größten relativen Stride, ja er übertraf hierin sogar die Eidechsen - wohlgemerkt nur in der relativen Größe des Strides, nicht aber in der Gang-Geschwindigkeit.

Für die Versuche kamen aufgrund der geringen Körpergröße und dem damit verbundenen geringen Körpergewicht nur stark siltige und relativ weiche Sedimente in Frage. Auf einem stärker sandigen oder festeren Substrat wurden keine Eindrücke erzeugt. Diese auf weicher Unterlage erzielten Fährten werden mit einer auf Karton, also auf festem, nicht nachgebendem Untergrund erzeugten Fährte verglichen.

Somit liegen zur Auswertung insgesamt vier Fährten eines Individuums vor.

Stride:

Nach den Körperproportionen wäre eine Stridelänge zwischen 22,6 mm und 24 mm zu erwarten, der tatsächlich erreichte Durchschnitt liegt bei 21,36 mm. Der größte Wert liegt bei 27 mm auf schwarzem Karton. Die folgende Aufstellung zeigt, wie stark die Stridelänge durch das Sediment beeinflusst wird:

Min.	Max. in mm	
15,0	19,5	Silt, sehr weich
19,5	23,0	Silt, weich bis plastisch
17,0	24,0	Silt mit Feinsand vermischt, naß, weich, geneigt
23,5	27,0	Karton, schwarz, rau

Darin zeigt sich wohl eindrucksvoll, wie sehr zu weicher Untergrund die Lokomotion hemmt. Der Durchschnitt aus den Minimalwerten liegt bei 18,75 mm, der aus den Maximalwerten bei 23,37. Der theoretisch errechnete Wert liegt damit an der Obergrenze dieses Variationsbereiches.

Pace:

Die Länge der Hinterextremitäten (vgl. Tab. 2) läßt auf einen Pace von knapp 16 mm schließen; der tatsächliche Gesamtdurchschnitt liegt bei 15,43 mm. Die Minimal- und Maximalwerte verteilen sich wie folgt:

Min.	Max.	in mm
12,0	15,5	Silt, sehr weich
14,0	18,0	Silt, weich bis plastisch
14,5	18,0	Silt mit Feinsand vermischt, naß, weich, geneigt
14,0	18,0	Karton, schwarz, rau

Nur zu weicher Untergrund begrenzt also den Pace stark, ansonsten wird ein relativ konstanter Wert erreicht, wobei die Art und Beschaffenheit des Untergrundes kaum eine Rolle spielt. Der Durchschnitt aus den Minimalwerten beträgt 13,62 mm, der aus den Maximalwerten 17,37 mm. Der theoretische Wert wie auch der tatsächliche Gesamtdurchschnitt liegen ungefähr in der Mitte dieses Variationsbereiches.

Der Pace der Vorderextremitäten ist im Durchschnitt um etwas mehr als 8 % größer (vgl. Tab. 8).

Extremitätenlängen:

Hinterextremitäten:

Bei einer Berechnung der Extremitätenlängen aus dem Gesamtdurchschnitt kommt man zu folgenden Ergebnissen:

Gesamtlänge der Hinterextremität: 11,57 mm (am Tier gemessen 12 mm
= 3,7 %-Fehler)

Länge des Femur: 3,43 mm (gemessen 4,0 mm = 16,6%-Fehler)

Länge von Tib./Fib.: 3,5 mm (gemessen 3,5 mm)

Vorderextremitäten:

Gesamtlänge der Vorderextremität: 12,52 (gemessen 12,5).

Länge des Humerus: 3,72 (gemessen 5,0 mm = 34%-Fehler)

Die Länge des Unterschenkels der Vorderextremität läßt sich nicht berechnen, da aus keiner Fährte die Handlänge mit hinreichender Genauigkeit zu bestimmen ist. Die Berechnung der Extremitätenlängen und ihrer Abschnitte zeigt, daß zwar die Extremitätenlängen insgesamt recht genau festgelegt werden können, daß aber andererseits die einzelnen Extremitätenabschnitte sich teilweise nur ungenau berechnen lassen.

Abstand Hand-Fuß:

In den vier Fährten schwankt der Abstand der Füße zu den Händen durchschnittlich zwischen 2,9 und 6,5 mm, der Gesamt-Durchschnitt liegt bei 4,78 mm. Theoretisch wäre ein Wert von 4,0 mm zu erwarten. Der größte Wert von 8,5 mm wird bei der Fährte auf nassem, weichem Silt und Feinsand bei schwacher Neigung (aufwärts laufend) erreicht. Am geringsten ist der Abstand bei der Fährte auf Karton, wo Stride und Pace am größten sind, hier wurden im Durchschnitt nur 2,91 mm registriert.

Gangbreiten:

Die Gangbreite der Hinterextremitäten müßte einen theoretischen Wert von etwa 11 mm annehmen. Tatsächlich gemessen wurden im Durchschnitt 10,53 mm, die niedersten überhaupt gemessenen Werte liegen bei 8,5 mm, die höchsten bei 13 mm. Die Gangbreiten der Vorderextremität sind um durchschnittlich mehr als 17 % größer, ihr absolut kleinster Wert beträgt 10 mm, ihr größter 17 mm.

Scheinbare Rumpflänge:

Am lebenden Tier konnte eine reale Rumpflänge von 16 mm gemessen werden, aus den Fährten dagegen läßt sich durchschnittlich eine scheinbare Rumpflänge von 15,09 mm bestimmen, das bedeutet eine Differenz von etwa 6 % zwischen scheinbarer und realer Rumpflänge.

Schrittwinkel:

Nach den Körperproportionen dürften für die Hinterextremitäten Schrittwinkel von 91,0 Grad zu erwarten sein, im Gesamtdurchschnitt wurden jedoch nur 86,49 Grad erreicht. Doch die Spannbreite ist ganz beachtlich, sie reicht in den Durchschnittswerten pro Fährte von 77,3 bis 104,1 Grad. Der absolut niedrigste Winkel beträgt 67,5 Grad, der höchste 112 Grad. Für die Vorderextremitäten werden theoretische Schrittwinkel von 94 Grad gefordert. Dieser Wert wird als Durchschnittswert einer Fährte nur einmal erreicht (auf Karton). Der Gesamtdurchschnitt beläuft sich auf 78,89 Grad, wobei die Schwankungsbreite 71,58 bis 94 Grad beträgt. Der absolut kleinste Wert wurde mit 61,5 Grad, der absolut größte mit 112 Grad gemessen. Insgesamt gesehen zeigen die Vorderextremitäten größere Schwankungen in den Schrittwinkeln als die Hinterextremitäten.

Verhältnis Stride/Rumpflänge:

Gemäß den Körperproportionen müßte sich das Verhältnis von theoretischem Stride: realer Rumpflänge auf 1,41-1,50 belaufen. Bei den Fährten liegen die Verhältnisse zwischen 1,13 und 1,71, das gibt einen Gesamtdurchschnitt von 1,41 (vgl. Tabelle 8).

Tab. 8:

Maße für <i>Triturus helveticus</i> in mm	1	2	3	4	
Sedimentbeschaf- fenheit	Silt, weich bis plastisch	Silt, sehr weich	Silt + Sand, nass geneigt	Karton	Gesamt- durch- schnitt
Stride	21,08	17,80	21,25	25,31	21,36
Pace Fuß	15,92	14,00	15,77	16,04	15,43
Pace Hand	17,35	15,00	17,16	17,31	16,70
Abstand Hand-Fuß	5,06	6,50	4,65	2,91	4,78
Gangbreite Fuß	11,78	10,58	10,16	9,60	10,53
Gangbreite Hand	13,50	11,12	13,11	11,85	12,39
Rumpflänge	15,00	15,66	14,93	14,80	15,09
Stride:Rumpflänge	1,40:1	1,13:1	1,42:1	1,71	1,41:1
Schritt- winkel in Grad	Fuß 80,75 Hand 71,58	77,30 73,75	83,81 76,25	104,10 94,00	86,49 78,80

Eidechsen -- Lacerta sp: (Tab. 9)

Vorbemerkungen:

Es handelt sich um ein aus dem Terrarienhandel bezogenes Eidechsenpärchen aus dem Mittelmeerraum. Gegenüber den Amphibien bestehen offensichtliche Proportionenunterschiede. Im Verhältnis zu den Extremitätenlängen ist der Rumpf kurz und die Hinterextremitäten sind erheblich länger als die Vorderextremitäten. Der Schwanz ist drehrund und sehr lang.

Beide Tiere waren außerordentlich behende, wobei das kleinere der beiden Tiere das größere bei weitem übertraf. Das größere Tier zeichnete sich jedoch durch seine Fähigkeit zu kurzen, unermuteten Sprüngen aus. Es liegen sechs Fährten des größeren und drei des kleineren Tieres vor.

Das größere Tier verendete noch während den laufenden Arbeiten, so daß die Möglichkeit bestand, die Extremitäten am Skelett zu vermessen (vgl. Tabelle 2).

Stride:

Theoretisch wäre bei dem größeren Tier ein Stride von 68,80 bis 73 mm Länge zu erwarten. Die Fährtenwerte betragen jedoch durchschnittlich 47,83 mm auf weichem, nassem mit Silt vermischtem Feinsand und 62 mm auf Fotopapier. In den einzelnen Fährten liegen die Mindest- und Höchstwerte bei:

Min.	Max. in mm	Sedimentbeschaffenheit
38	53	lockerer, trockener Feinsand
40,5	60	Silt, naß, weich
44	53,5	Silt mit Feinsand vermischt, weich, naß
46,5	57	Feinsand, naß
49	54	Feinsand, naß, Kurvengang
-	(62)	(Fotopapier)

Der theoretische Wert wird also nur einmal annähernd erreicht und das bei einem nicht gerade idealen Untergrund. Der durchschnittliche Mindestwert liegt bei 43,6, der durchschnittliche Maximalwert bei 55 mm, liegt also um 13 mm unter dem theoretischen Höchstwert.

Der absolute Durchschnittswert liegt bei 51,98 mm.

Das kleinere Tier sollte eine Stridelänge von 60,1 bis 64 mm erreichen, die durchschnittlichen Fährtenwerte liegen bei 53,37 und 53 mm. Die in den Fährten erreichten Mindest- bzw. Höchstwerte liegen bei:

Min.	Max. in mm	Sedimentbeschaffenheit
35,5	70	lockerer Feinsand
50	56	Silt, weich
-	(39)	(Fotopapier)

Der Durchschnitt aus den Mindestwerten liegt bei 42,75 mm, der aus den Höchstwerten bei genau 55 mm.

Pace:

Die langen Hinterextremitäten lassen einen verhältnismäßig großen Pace vermuten, der bei dem größeren Tier etwa 48,65 mm betragen müßte. Dagegen müßte der Pace der Vorderextremitäten erheblich geringer sein, er sollte bei 30,65 mm liegen. Tatsächlich werden in den einzelnen Fährten für die Hinterextremitäten durchschnittliche Werte von 44,35 mm auf trockenem, lockerem Feinsand und 48,21 mm auf nassem Feinsand ermittelt. Die Minimal- und Maximalwerte verteilen sich in den Fährten wie folgt:

Min.	Max. in mm	Sedimentbeschaffenheit
37,5	53,5	Silt, naß, weich
42	48	Silt mit Feinsand vermischt, weich, naß
42,5	49,5	lockerer Feinsand, trocken
45	50	Feinsand, naß
46	50,5	Feinsand, naß, Kurvengang

Erstaunlicherweise zeigt auch hier die Fährte den höchsten Wert, die auf relativ ungünstigem Untergrund gegangen wurde. Der Durchschnitt der Mindestwerte beträgt 42,6 mm, der der Höchstwerte 50,3 mm. Der theoretische Wert von 45,22 mm liegt ziemlich genau in der Mitte dieses Variationsbereiches.

Die Vorderextremitäten lassen einen Pace von 30,59 mm Länge erwarten, in den einzelnen Fährten liegt er merklich höher bei durchschnittlich 32,81 mm auf nassem mit Feinsand vermischem, weichem Silt und 40,0 mm auf nassem, weichem Silt.

Die Pacelängen des kleineren Tieres müßten für die Hinterextremitäten 42,5 mm, für die Vorderextremitäten 22,61 mm ausmachen. In den Fährten werden jedoch Werte für die Hinterextremitäten zwischen durchschnittlich 36,9 mm auf weichem Silt und 38,75 mm auf lockerem Feinsand erreicht. Die Mindest- und Höchstwerte betragen:

Min.	Max. in mm	Sedimentbeschaffenheit
31	41	Silt, weich
32	46	lockerer Feinsand

Der durchschnittliche Mindestwert liegt bei 31,5 mm, der durchschnittliche Maximalwert bei 43,5 mm, folglich liegt der theoretische Wert von 42,5 mm eher an der Obergrenze des Variationsbereiches.

Die Vorderextremitäten sollten einen Pace von 22,61 mm aufweisen, durchschnittlich liegt er in den Fährten jedoch höher und zwar bei 29,37 mm auf lockerem Feinsand und 34,83 mm auf weichem Silt.

Extremitätenlängen:

Hinterextremitäten:

Berechnet man die Gesamtlänge der Hinterextremitäten wie die Längen ihrer einzelnen Abschnitte auf der Grundlage der Durchschnittswerte aus den sechs Fährten des größeren Tieres, so ergibt dies:

Gesamtlänge: 34,31 mm (am Skelett gemessen = 36,5 mm = 6,38%-Fehler)
Femurlänge: 10,49 mm (am Skelett gemessen = 12 mm = 14,39%-Fehler)
Tib./Fib.: 7,81 mm (am Skelett gemessen = 10 mm = 28,00%-Fehler)
Höhe des
Acetab.: ca. 6,6 mm.

Vorderextremitäten:

Gesamtlänge: 26,48 mm (am Skelett gemessen = 23 mm = 38,31%-Fehler)
Humeruslänge: 8,1 mm (am Skelett gemessen = 10 mm = 23,45%-Fehler)
Rad./Ulna: 8,37 mm (am Skelett gemessen = 7,0 mm = 19,57% ")
Höhe des
Glenoids: ca. 5,09 mm.

Bei dem kleineren Tier lassen sich aus der Fährte mit dem maximalen Pace folgende Werte berechnen:

Hinterextremitäten:

Gesamtlänge: 26,83 mm (am lebenden Tier gemessen = 32 mm = 19,26%-Fehler)
Femurlänge: 8,21 mm (am lebenden Tier gemessen = 8 mm = 2,62%-Fehler)
Tib./Fib.: keine Aussage möglich, da die Fußlänge in den Fährten nicht bestimmt werden konnte.

Vorderextremitäten:

Gesamtlänge: 20,33 mm (am lebenden Tier gemessen = 21 mm = 3,29%-Fehler)
Humeruslänge: 6,22 mm (am lebenden Tier gemessen = 6 mm = 3,66%-Fehler)
Rad./Ulna: keine Aussage möglich, da die Handlänge in den Fährten nicht bestimmt werden konnte.

Höhe des

Acetab. ca. 5,16 mm; Glenoid ca. 3,91 mm.

Abstand Hand-Fuß:

Bei beiden Eidechsen ist es unmöglich, theoretische Werte für die Abstände der Hand- und Fußindrücke zu erstellen. Nur soviel kann mit Sicherheit gesagt werden: aufgrund der Proportionierung werden die Abstände gering sein, ja es ist durchaus möglich, daß die Handindrücke von den Fußindrücken vollständig überlagert werden oder gar hinter den Fußindrücken liegen (= primäres Übertreten). Bei dem kleineren Tier mußte diese Tendenz stärker sein als bei dem größeren. Tatsächlich liegen in den Fährten des kleineren Tieres die Handindrücke des öfteren in den Fußindrücken, so daß sie nur noch äußerst schwer auszumachen sind. Ansonsten sind hier die Abstände gering, durchschnittlich liegen sie zwischen 6,14 mm und 11,2 mm, während beim größeren Tier durchschnittlich 13,0-17,27 mm gemessen wurden.

Gangbreite:

Die Gangbreiten der Hinterextremitäten mußten bei dem größeren Tier theoretisch 32,0 mm betragen. Die tatsächlichen Gangbreiten innerhalb der Fährten liegen jedoch durchschnittlich höher, zwischen 35,1 und 40,71 mm. Der absolute aus 6 Fährten errechnete Durchschnitt beträgt 38,46 mm. Diese hohen Gangbreiten sind eine Folge der kurzen Stridelängen; in Fährten, die den maximalen Stridewert aufweisen, wie z.B. die Fährte über Fotopapier, kommen auch erheblich schmalere Gangbreiten vor, so liegt der niederste Wert bei der oben angesprochenen Fährte bei 29,5 mm.

Über die Gangbreiten der Vorderextremitäten lassen sich aus den bereits angeführten Gründen keine Prognosen stellen, die Anspruch auf einige Genauigkeit hätten.

Für die Hinterextremitäten des kleineren Tieres läßt sich eine theoretische Gangbreite von 27 mm errechnen. In den einzelnen Fährten werden durchschnittliche Werte von 18,0 bis 26,16 mm erreicht.

Scheinbare Rumpflänge:

Das größere Tier besitzt eine reale Rumpflänge von 38 mm; die aus den Fährten ermittelten scheinbaren Rumpflängen bewegen sich zwischen 34,83 und 41,75 mm.

Für das kleinere Tier mit einer realen Rumpflänge von 28 mm lassen sich aus den Fährten größere Werte feststellen, nämlich 24,83 bis 33,5 mm.

Schrittwinkel:

Für die Schrittwinkel der Hinterextremitäten des größeren Tieres läßt sich ein maximaler Grenzwinkel von 97,22 Grad festlegen. In den Fährten wird dieser Winkel im Durchschnitt nicht erreicht, (da auch der Stride nicht seinen Maximalwert erreicht), er beläuft sich auf 63,75 bis 81,5 Grad. Nur in der Fährte auf glattem Fotopapier reicht der Schrittwinkel einmal an 90 Grad heran. Dagegen liegen die Winkel der Vorderextremitäten durchschnittlich erheblich höher, zwischen 75,5 und 115,25 Grad.

Das kleinere Tier müßte einen Schrittwinkel der Hinterextremitäten von 97,69-101,24 Grad zeigen, was in den einzelnen Fährten mit 85,5 bis 97,66 Grad nur annähernd erreicht wird, der absolute Durchschnitt beträgt 93,05 Grad. Für die Vorderextremität liegt der absolute Durchschnittswert nur wenig höher bei 96,25 Grad.

Verhältnis Stride: Scheinbare Rumpflänge:

Theoretisch würde dieses Verhältnis beim größeren Tier 1,81-1,92 ausmachen, beim kleineren Tier 2,14-2,28. Tatsächlich lassen sich aus den Fährten für das erstere Verhältniszahlen von 1,25 bis 1,48, für das letztere von 1,57 bis 1,60 ermitteln. Damit ist die Differenz zwischen theoretischem und Fährtenwert ganz erheblich.

Tab. 9 A:

Mäße für Lacerta sp. 1 in mm	1	2	3	4	5	6	Gesamt- durch- schnitt
Sedimentbeschaf- fenheit	Feinsand, trocken, locker	Feinsand, naes	Feinsand, naes, kurz, weich	Silt mit Feinsand, weich	Silt, weich	Photopier, glatt	
Stride	47,83	51,58	51,16	47,85	51,50	62,00	51,98
Pace Fuß	44,35	48,21	47,75	44,87	47,00	46,70	46,48
Pace Hand	35,50	34,78	33,75	32,81	40,00	38,40	35,87
Abstand Hand-Fuß	13,80	13,93	13,90	17,27	13,00	13,16	14,17
Gangbreite Fuß	37,50	40,71	40,12	38,56	38,80	35,10	38,46
Gangbreite Hand	21,50	19,71	17,12	18,12	29,16	21,20	21,13
Rumpflänge	36,37	36,83	36,50	38,21	34,83	41,75	37,41
Stride:Rumpflänge	1,31:1	1,40:1	1,40:1	1,25:1	1,47:1	1,48:1	1,38:1
Schritt- winkel in Grad	65,58	63,75	65,33	64,92	67,25	81,50	58,05
Hand	93,33	100,91	114,50	100,00	75,50	115,25	99,91

Tab. 9 B:

Mäße für Lacerta sp. 2 in mm	1	2	3
Sedimentbeschaf- fenheit	Feinsand, trocken, locker	Silt, trocken, weich	Photopier, glatt
Stride	53,00	53,37	59,00
Pace Fuß	38,75	36,90	25,50
Pace Hand	29,37	34,83	24,50
Abstand Hand-Fuß	(11,20)	6,25	6,14
Gangbreite Fuß	26,16	25,20	18,00
Gangbreite Hand	21,50	21,00	16,66
Rumpflänge	33,50	33,25	24,83
Stride:Rumpflänge	1,58:1	1,60:1	1,57:1
Schritt- winkel in Grad	85,50	96,00	97,66
Hand	91,50	105,25	92,90

Lacerta agilis (Tab. 10)

Vorbemerkungen:

Lacerta agilis (Zauneidechse) ist eine recht große, einheimische Eidechse von kräftiger Statur. Sie ist etwas langsamer und behäbiger als die Mauereidechsen. Untersucht wurde ein sehr großes Tier, das wegen seines relativ hohen Gewichtes für die Sedimentpräparation einige Probleme verursachte. Für eine Auswertung brauchbare Ergebnisse wurden nur mit einem lockeren, trockenen Feinsand erzielt, der über eine weiche Siltlage gestreut wurde.

Stride:

Für dieses Tier läßt sich nach seinen Extremitätenlängen ein Stride von 61,26 bis 65 mm Länge prognostizieren. Tatsächlich erreichte es in den untersuchten drei Fährten Stridelängen zwischen 60,75 und 69,5 mm; der Durchschnitt liegt bei 65,4 mm. Da die Sedimentbedingungen sich nicht änderten, erübrigt sich eine Aufstellung nach den Minimal- und Maximalwerten unter verschiedenen Bedingungen. Der kleinste Stride war mit 56,5 mm, der größte mit 75 mm erreicht worden. Der theoretische Wert liegt ziemlich genau in der Mitte dieses Variationsbereiches.

Pace:

Der Pace müßte theoretisch für die Hinterextremität bei 43,22 mm liegen. Die Durchschnittswerte aus den Fährten belaufen sich auf 46,83 bis 50,75 mm, was einen Gesamtdurchschnitt von 49,66 mm ergibt. Der kleinste Wert liegt mit 42 mm, der größte mit 57,5 mm vor. Damit rangiert der theoretische Wert in der untersten Hälfte dieses Variationsbereiches.

Der Pace der Vorderextremität ist im Durchschnitt um mehr als 17 % kleiner als bei den Hinterextremitäten; die Mindestwerte liegen bei 30 mm, die Maximalwerte bei 52 mm.

Extremitätenlängen:

Hinterextremitäten:

Eine Berechnung der Extremitätenlängen aus dem Durchschnitt dreier Fährten brachte folgende Ergebnisse:

Gesamtlänge: 37,0 mm (am Tier gemessen = 32,5 mm = 13,8%-Fehler)

Femurlänge: 11,32 mm (am Tier gemessen = 10,5 mm = 7,8%-Fehler)

Tib./Fib.: 6,49 mm (am Tier gemessen = 7,5 mm = 15,5%-Fehler)

Höhe des

Acetabul.: ca. 7,12 mm

Vorderextremitäten:

Gesamtlänge: 31,49 mm (am Tier gemessen = 26 mm = 21,11%-Fehler

Humeruslänge: 9,63 mm (am Tier gemessen = 8,0 mm = 20,37%-Fehler

Die Länge des Unterschenkels läßt sich nicht berechnen, da aus keiner Fährte die Handlänge bestimmt werden konnte.

Höhe des

Glenoids: ca. 6,0 mm

Abstand Hand-Fuß:

Der Abstand von Hand- zu Fußeingdruck läßt sich theoretisch auf 15 mm festlegen. Tatsächlich wurden durchschnittliche 18 mm erreicht, wobei der Variationsbereich von 12 mm bis 18,5 mm reicht. Die Prognose trifft somit einigermaßen exakt die Mitte des Variationsbereiches.

Gangbreiten:

Für die Gangbreite der Hinterextremitäten wird ein theoretischer Wert von 30 mm gefordert. In den Fährten schwanken die Gangbreiten zwischen 32,83 und 37,37; der Gesamtdurchschnitt liegt bei 35,75 mm, der absolut kleinste Wert beträgt 29 mm, der größte 40 mm. Somit liegt die Prognose an der Untergrenze des Variationsbereiches. Für die Vorderextremität ist eine Vorhersage nicht möglich. Ihr Fährtendurchschnitt erreicht 25 mm, dieser Wert ist allerdings etwas unsicher.

Scheinbare Rumpflänge:

Die reale Rumpflänge wurde am lebenden Tier mit 50 mm gemessen. Aus den Fährten waren Werte zwischen 47,31 und 49 mm zu erhalten. Der Durchschnitt liegt bei 48,15 mm.

Schrittwinkel:

Für die Hinterextremitäten ergibt sich theoretisch ein Schrittwinkel von 95 Grad, in den Fährten dagegen liegt der Gesamtdurchschnitt bei 85,16 Grad, die Variationsbreite reicht von 77 bis 92 Grad. Für die Vorderextremitäten können keine Vorhersagen getroffen werden, ihr durchschnittlicher Fährtenwert kann mit 91,75 Grad angegeben werden; ihre Variationsbreite liegt zwischen 84 und 99 Grad.

Verhältnis Stride/Rumpflänge:

Das Verhältnis von theoretischem Stride: reale Rumpflänge müßte sich auf 1,22 bis 1,3 belaufen. Aus den Fährten ergeben sich Werte

zwischen 1,23 und 1,35. Demnach dürften bei der Lokomotion laterale Körperundulationen keine große Rolle spielen.

Tab. 10:

Maße für <i>Lacerta agilis</i> in mm	1	2	3	
Sedimentbeschaffenheit	lockerer Sand Über weichem Silt	wie I	wie I	Gesamt- durch- schnitt
Stride	69,50	63,62	60,75	65,40
Pace Fuß	50,50	50,75	46,83	49,66
Pace Hand	--	47,50	37,00	42,25
Abstand Hand-Fuß	--	15,50	17,66	18,00
Gangbreite Fuß	36,20	37,37	32,83	35,75
Gangbreite Hand	--	(28,50)	21,50	25,00
Rumpflänge	--	(47,31)	49,00	48,15
Stride: Rumpflänge	--	1,34:1	1,23:1	1,35:1
Schrittwinkel in Fuß Grad Hand	86,75 --	80,83 84,50	88,50 99,00	85,16 91,75

2.2.5. Ergebnisse der metrischen Fährtenaufnahme

Vorbemerkungen: In diesem Kapitel sollen die Änderungen der Fährtengrößen infolge unterschiedlichen Untergrundes erfaßt und bewertet werden. Die sehr kleinen Molche Triturus helveticus und vulgaris können nicht eingehend berücksichtigt werden, da sie aufgrund ihres geringen Körpergewichtes nur auf einem ganz bestimmten Sedimenttypus überhaupt Fährten hinterlassen.

Vor eingehender Betrachtung der verschiedenen Fährtengrößen ist eine Erläuterung der gewählten Substrata und der Beurteilungskriterien ihrer Zustände notwendig.

Art des Substrates:

Fotopapier, Karton	bedeutet Fährtenenerzeugung auf festem, nicht nachgebendem Untergrund
Sand	Feinsand
Sand + Ton, Sand + Silt	Feinsand mit Ton oder Silt vermischt
Silt	reiner Silt
Ton	reiner Ton

Zustand des Substrates:

trocken	absolut trocken
feucht	vollständige Durchfeuchtung, ohne Wasser- stau auf der Sedimentoberfläche
naß	dünner Wasserfilm auf der Sedimentober- fläche
schlüpfrig	Versuchstiere sind stark gerutscht
weich	Versuchstiere sind tief eingesunken
plastisch	Sedimentoberfläche war stark angetrocknet
geneigt	Sedimentoberfläche war schwach geneigt (5-10 Grad), Tiere liefen immer von un- ten nach oben.
Wasserbedeckung	Stehendes Wasser auf der Sedimentober- fläche. Wasserspiegel reichte über Acetabulum bzw. Glenoid.

Im folgenden werden zuerst die Variationsbreiten von Pace und Stride der verschiedenen Fährtenenerzeuger unter den verschiedenen Bedingungen einander gegenübergestellt. Darauf folgt eine vergleichende Betrachtung der Änderungen der Durchschnittswerte der Hand-Fuß-Abstände, der Gangbreiten, der scheinbaren Rumpflängen, der Verhältnisse Stride/scheinbare Rumpflänge und der Schrittwinkel in Abhängigkeit von Art und Beschaffenheit des Substrates.

2.2.5.1. Variabilität der Fährtenmaße in Abhängigkeit vom Untergrund

2.2.5.1.1. Variationsbreite von Pace und Stride:

Vorbemerkungen:

In den Abbildungen 15-19 sind die Variationsbreiten von Pace und Stride bei wechselnden äußeren Bedingungen einander gegenübergestellt. Es handelt sich nicht um kontinuierliche Systeme, auch wenn die gewählte Darstellungsart diesen Eindruck vermitteln könnte. Die linken Begrenzungen der schraffierten Felder stellen die absoluten Minimalwerte, die rechten die absoluten Maximalwerte der unter den jeweiligen Bedingungen erzeugten Fährten dar. Außerdem sind die nach den Körperproportionen theoretisch geforderten Werte für Pace und Stride eingetragen. Ob es sich hierbei um Maximalwerte handeln muß, mag dahingestellt bleiben.

Salamandra atra: (Abb.15)

Pace:

Generell zeigt der Pace eine deutlich geringere Variationsbreite als der Stride. Selbst auf schwierigem Untergrund wie schlüpfrigem oder weichem Ton bzw. Silt ist keine deutliche Tendenz zu sehr kleinen oder großen Pace-Werten zu verzeichnen; die Minimalwerte werden sogar angehoben. Die größte Variationsbreite überhaupt liegt bei nassem, sandigerem Sediment. Hier sind die Ursachen der Tendenz zu kleineren Mindestwerten wohl in der für *S. atra* wahrscheinlich ungewohnten Nässe des Substrates zu suchen, andererseits führt das stärker sandigere, also "griffigere" Substrat auch zu höheren Maximalwerten, die sogar den theoretisch geforderten Pace-Wert überschreiten. Der Durchschnitt aus den Minimal- und Maximalwerten bleibt jedoch gegenüber den auf schwierigerem Untergrund erzielten Durchschnittswerten relativ konstant. Die stärkste Verschiebung der Minimalwerte zum theoretisch geforderten Pace-Wert ist (außer auf schlüpfrigem Silt) auf einem festen Untergrund, in diesem Falle auf Fotopapier und Karton zu verzeichnen. Und da die Maximalwerte ebenfalls recht hoch sind, kommt hier der Durchschnittswert dem theoretischen Pace-Wert sehr nahe. Auf trockenem, lockerem Sand, also einem stark nachgebendem Substrat, weichen sowohl die Minimal- als auch die Maximalwerte und damit auch die Durchschnittswerte wieder etwas von dem theoretischen Wert zurück. Insgesamt kann man folgendes Fazit ziehen: Der Pace verhält sich durchschnittlich relativ konstant, wobei er auf

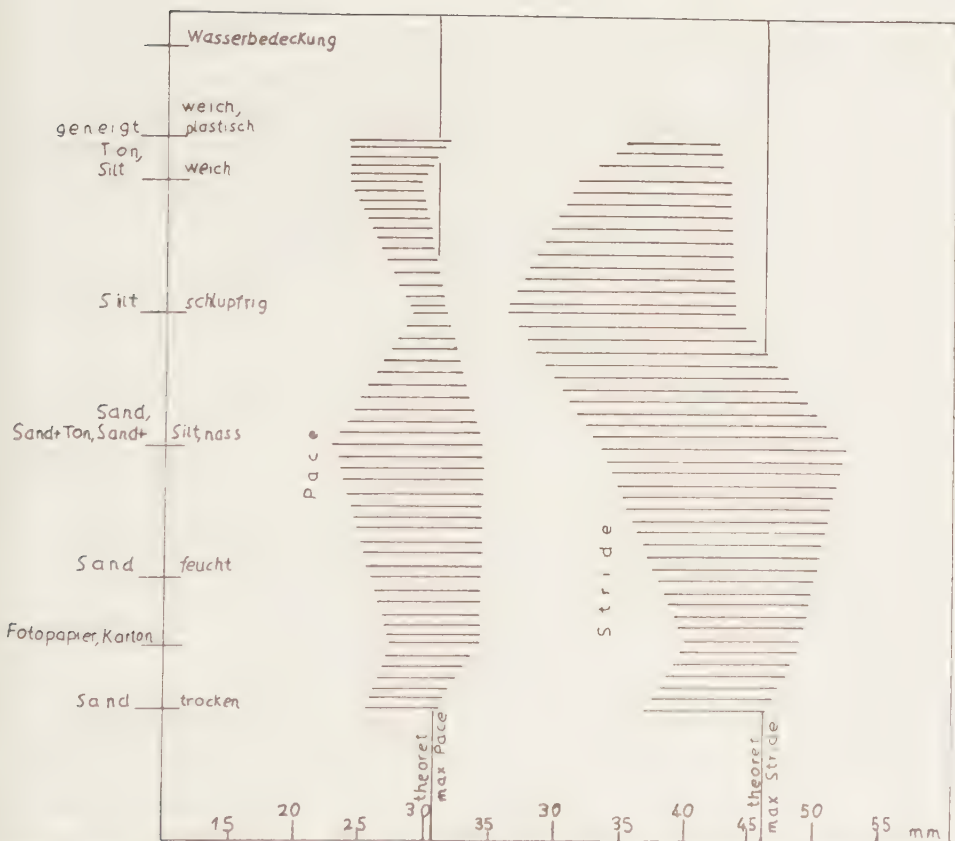


Abb. 15: Variabilität von Pace und Stride in Abhängigkeit vom Untergrund bei *Salamandra atra*.

trockenem, festem Untergrund ein durchschnittliches Maximum erreicht, während schlüpfriger und weicher sowie geneigter Untergrund den durchschnittlichen Pace kaum oder nur geringfügig beeinflussen.

Stride:

Der Stride zeigt eine weit größere Variationsbreite als der Pace. Die mit Abstand stärkste Verschiebung seiner Mindestwerte zu dem theoretisch geforderten Wert hin ist wiederum auf trockenem, festem Untergrund zu verzeichnen, während sie auf nachgebendem, lockerem Sand wieder etwas zurückweichen. Da die Maximalwerte auf festem Untergrund ebenfalls recht hoch sind, kommt hier der durchschnittliche Wert der theoretisch geforderten Stridelänge am nächsten. Die höchsten absoluten Maximalwerte treten bei sandigerem, nassem Sediment auf; allerdings zeigen hier die Minimalwerte schon eine deutlich zurückweichende Tendenz, so daß der Durchschnittswert gegenüber festem Untergrund bedeutend kleiner ist. Auf schwierigem, schlüpfrigem Untergrund treten die Maximalwerte deutlich von dem theoretischen Wert zurück, den sie auf festem bzw. sandigerem Substrat bisher weit übertroffen haben. Da auch auf schlüpfrigem Untergrund die mit Abstand geringsten Minimalwerte vorkommen, tritt hier der durchschnittliche Stride am stärksten von dem theoretischen Stride zurück. Bei weichem und plastischem, geneigtem Silt-Ton-Untergrund tendieren die Minimalwerte wieder geringfügig nach oben, so daß der Durchschnitt schwach angehoben wird.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Der Stride verhält sich auf festem Untergrund und auf trockenem Sand wie der Pace, aber bereits auf sandigem, aber nassem Untergrund weicht er durchschnittlich gesehen zurück. Am stärksten weicht der durchschnittliche Stride auf schlüpfrigem Untergrund von dem theoretischen Stride-Wert ab. Insgesamt bedeutet dies, daß die Fährtengröße Stride in viel stärkerem Maße von der jeweiligen Sedimentbeschaffenheit abhängt als der Pace.

Salamandra salamandra: (Abb. 16)

Pace:

Auch hier ist die Variationsbreite des Pace geringer als die des Stride. Im Gegensatz zu S. atra wird aber der theoretisch geforderte Wert nicht nur schwach, sondern so weitgehend überschritten, daß er nahezu als durchschnittlicher Pace-Wert betrachtet werden kann. Die stärkste Verschiebung der Minimal- und Maximalwerte nach oben tritt bei festem Untergrund und unter Wasserbedeckung auf.

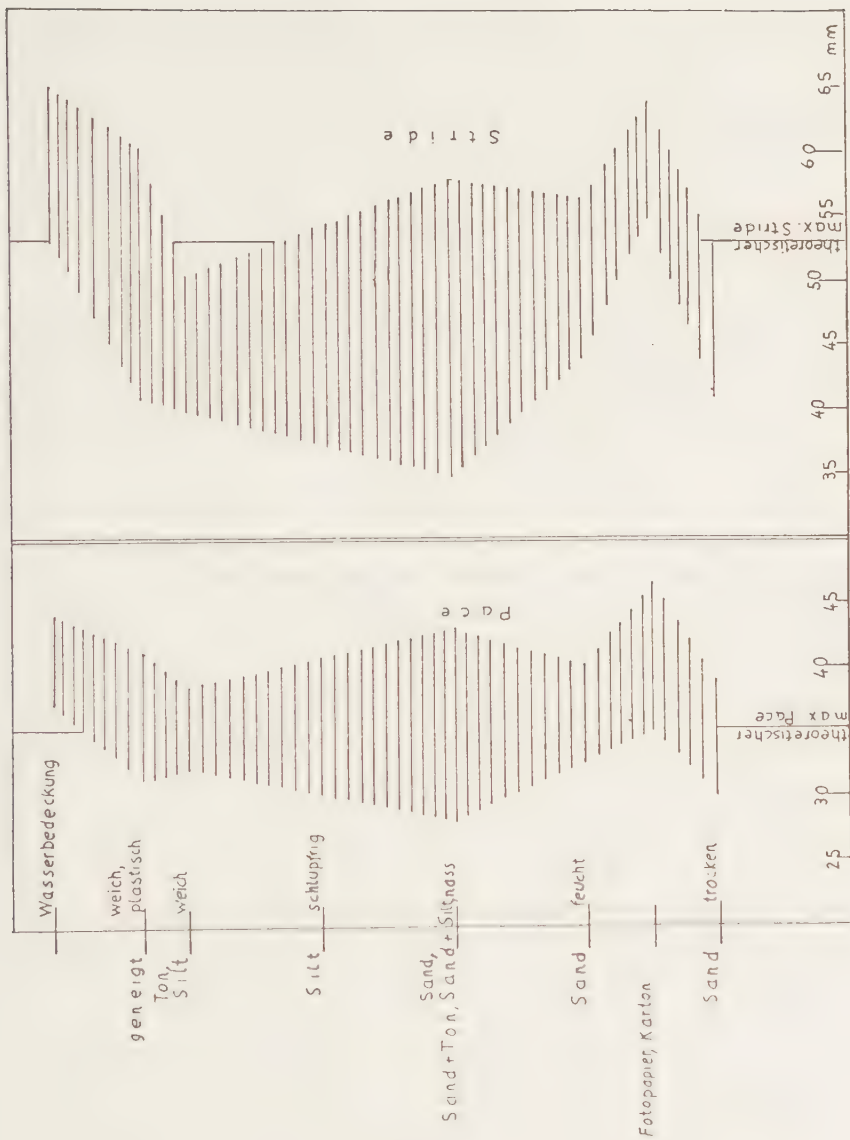


Abb. 16:
Variabilität von
Pace und Stride
in Abhängigkeit vom
Untergrund bei S.
salamandra.

Bei lockerem, trockenem Sand ist ein entschiedener Rückgang zu verzeichnen. Auch auf feuchtem Sand weicht die Obergrenze zurück. Die größte Variationsbreite liegt wieder bei nassem, sandigerem Sediment. Wohl aus denselben Gründen wie bei S. atra treten hier sehr kleine aber auch recht große Werte auf. Auf schlüpfrigem und weichem Untergrund wird die Untergrenze, wie z.T. bei S. atra etwas angehoben, während die Maximalwerte kleiner werden. Der durchschnittliche Pace bleibt aber von "naß" bis "weich" recht konstant. Bei geneigtem, plastischem Silt bzw. Ton macht sich ein deutlicher Ausschlag zu kleinen Minimalwerten, andererseits aber auch zu größeren Maximalwerten bemerkbar, so daß der Durchschnitt etwas angehoben wird. Bei Wasserbedeckung liegen Überraschenderweise die Minimalwerte bereits deutlich höher als der theoretisch geforderte Pace.

Stride: Auf trockenem, lockerem Sand liegen die Minimal- wie auch die Maximalwerte unter dem theoretischen Stride. Bei festem Untergrund werden die Minimalwerte wie die Maximalwerte sehr deutlich angehoben, so daß der durchschnittliche Stride den theoretisch geforderten Wert deutlich übertrifft. Auf feuchtem Sand sind die Maximalwerte ebenfalls noch relativ groß, die Minimalwerte weichen jedoch gegenüber festem, trockenem Untergrund sehr stark zurück. Die größte Variationsbreite liegt wieder bei nassem, sandigerem Untergrund. Hier treten allerdings auch die kleinsten Minimalwerte auf, so daß der Durchschnittswert stark erniedrigt wird. Bei schlüpfrigem und weichem Silt bzw. Ton verhält sich der Stride wie der Pace, d.h. die Untergrenze wird angehoben, die Obergrenze weicht zurück, der Durchschnitt bleibt jedoch relativ konstant, liegt aber weit unter dem theoretischen Wert. Auf geneigtem, plastischem Ton bzw. Silt wird der Durchschnitt wieder deutlich angehoben und ist bei Wasserbedeckung wiederum höher als der theoretische Stride. Zusammenfassend kann gesagt werden: Abgesehen von der bedeutend größeren Variationsbreite verhält sich der Stride von S. salamandra in seinen Tendenzen ganz ähnlich wie der Pace. Die durchschnittlichen Werte weichen jedoch bei schwierigerem Untergrund sehr viel deutlicher von dem theoretischen Wert zurück, als dies beim Pace der Fall ist. Darin dokumentiert sich wie bei S. atra die Untergrundabhängigkeit des Strides.

Unterschiede zwischen S. atra und S. salamandra:

Pace: Beim Pace sind die Hauptunterschiede darin zu sehen, daß bei

S. salamandra der theoretisch geforderte Wert von den Maximalwerten bei weitem deutlicher überschritten wird, und daß etwas größere Schwankungen (vor allem auf festem Untergrund) auftreten als bei S. atra. Die Ursachen für diese Unterschiede dürften in der Befähigung von S. salamandra zu einer hochbeinigen Gangart zu suchen sein, bei der Femur und Humerus aus der horizontalen Position heraus in eine stärker vertikale Position gekippt wird. Dies führt unmittelbar zu einer Verlängerung des Pace wie des Strides.

Stride: Bei Salamandra salamandra kann der Stride auch auf schwierigerem Untergrund noch den theoretischen Wert, im Gegensatz zu S. atra, erreichen. Dies, wie auch die ganz extreme Zunahme des Strides bei Wasserbedeckung, könnte ebenfalls auf die erwähnte hochbeinige Gangart zurückzuführen sein. Bei der Erzeugung der Fährte unter Wasserbedeckung konnte diese Gangart auch tatsächlich beobachtet werden.

Bei beiden Formen wird jedoch deutlich, daß der Pace die sehr viel geringere Variationsbreite besitzt und er nicht in dem Maße untergrundabhängig ist wie der Stride. Bei beiden Formen liegt auch die jeweils größte Variationsbreite des Pace und des Stride bei nassem, sandigerem Untergrund. Das kann dahingehend gedeutet werden, daß ihnen die Nässe zwar nicht behagt, daß aber andererseits das wenig schlüpfrige Sediment große Stride- und Pacelängen begünstigt.

Triturus cristatus: (Abb. 17)

Vorbemerkung:

Die Variationsbreiten von Pace und Stride beruhen hier auf den Daten dreier Exemplare. Aus diesem Grunde sind auch die theoretischen Werte für Pace und Stride des kleinsten (Nr. 3) und des größten (Nr. 1) Exemplares angegeben. Die Einbeziehung der Daten von drei Individuen in dieses Diagramm erschwert zwar den direkten Vergleich mit den Variationsbreiten von Pace und Stride der übrigen Arten, von denen jeweils nur ein Individuum herangezogen wurde. Unmöglich ist der Vergleich aber insofern nicht, als daß die artspezifischen Tendenzen bei der Verwendung mehrerer Individuen einer Art eher verstärkt zum Ausdruck kommen als bei der Verwendung nur eines Individuums.

Pace:

Die Variationsbreite des Pace ist allgemein geringer als die des Stride. Auf trockenem, lockerem Sand wird der Pace durchschnittlich



Abb. 17:
Variabilität von
Pace und Stride
in Abhängigkeit
vom Untergrund bei
Triturus cristatus.

etwas angehoben, die absoluten Maximalwerte überschreiten deutlich den für das größte Tier theoretisch geforderten Pace. Auf festem Untergrund dagegen bleibt der Maximalwert und auch der Mittelwert weit unter dem für das kleinste Tier charakteristischen theoretischen Pace. Auf nassem, sandigem Untergrund erreichen die Maximalwerte den für das größte Tier errechneten theoretischen Wert und überschreiten ihn sogar geringfügig, wie dies auch auf schlüpfrigem Silt der Fall ist. Die Minimalwerte zeigen nur schwach abnehmende Tendenz, so daß die Mittelwerte in diesem Bereich recht konstant bleiben und nahe bei dem für das kleinste Tier theoretisch geforderten Wert liegen. Eine drastische Änderung tritt erst bei weichem Ton bzw. Silt ein. Hier zeigen zwar die Minimalwerte eine stärker abnehmende Tendenz, dafür werden aber Maximalwerte festgestellt, wie sie keines der Tiere aufgrund der Körperproportionen überhaupt erreichen dürfte. Bei der Erzeugung dieser Fahrte wurden Muskelkontraktionen beobachtet, die den Schwanz wellenförmig von distal nach proximal durchliefen. So liegt der Schluß nahe, daß hier die Lokomotion mit Hilfe des Schwanzes und dessen Eigenbewegung kräftig unterstützt wurde. Auf geneigtem plastischem Ton weichen die Maximalwerte wieder deutlich zurück, erreichen aber immer noch den für das kleinste Tier geforderten theoretischen Pace, der Mittelwert liegt jedoch deutlich unter diesem theoretischen Wert. Unter Wasserbedeckung wird der theoretische Wert des größten Tieres erreicht und der Durchschnitt liegt deutlich höher als der theoretische Wert des kleinsten Tieres. Insgesamt kann man sagen, daß nasser, mehr oder weniger sandiger Untergrund, wie auch schlüpfriger, siltiger Untergrund, die durchschnittlichen Pacelängen kaum negativ beeinflusst. Dagegen führt ein fester, nicht nachgebender Untergrund zu einer beträchtlichen negativen Beeinflussung des durchschnittlichen Pace. Weicher, nachgebender Untergrund, zu dem sowohl trockener, lockerer Feinsand, als auch weicher Ton bzw. Silt gerechnet werden können, beeinträchtigen die Pace-Längen positiv. Das bedeutet, daß in solchen Fällen der Körper eventuell weniger durch die Extremitäten angetrieben wird, als vielmehr mit Unterstützung der Schwanzmuskulatur.

Stride: Wie das Diagramm zeigt, ist die Variationsbreite des Stride sehr groß. Die absoluten Maximalwerte übertreffen den für das größte Tier theoretisch geforderten Stride generell. Auch hier beeinflusst lockerer, trockener Sand, der im Lebensraum von Triturus

cristatus wohl kaum vorkommt, die Stride-Länge nicht negativ. Der Mittelwert entspricht hier ziemlich genau dem theoretischen Stride des größten Tieres. Auf festem Untergrund und auf nassem, mehr oder weniger sandigem Substrat zeigen die Maximalwerte eine nur schwach abnehmende Tendenz, die Minimalwerte dagegen werden deutlich kleiner, so daß auch die durchschnittlichen Werte zurückgehen. Auf festem Untergrund liegt der Mittelwert noch zwischen dem theoretischen Wert des kleinsten und größten Tieres, auf nassem Untergrund dagegen schon deutlich unter dem theoretischen Wert des kleinsten Tieres. Auf schlüpfrigem Silt ist die Variationsbreite sehr groß. Die Maximalwerte zeigen zwar zunehmende Tendenz, dafür treten aber auch sehr kleine Minimalwerte auf, so daß der Mittelwert unter dem theoretischen Wert des kleinsten Tieres liegt. Bei weichem Ton bzw. Silt kommen die mit Abstand größten Maximalwerte vor. Und da die Minimalwerte gegenüber schlüpfrigem Untergrund konstant bleiben, steigt der Durchschnitt wieder etwas an, er liegt hier knapp über dem theoretischen Wert des kleinsten Tieres. Bei geneigtem Untergrund kommt es wieder zu größeren Minimalwerten, während andererseits die Maximalwerte etwas rückläufig sind, der Mittelwert ist hier schon etwas stärker zu dem theoretischen Wert des größten Tieres hin verschoben. Unter Wasserbedeckung ist die Variationsbreite recht gering, der Minimalwert liegt bereits höher als der theoretische Wert des kleinsten Tieres und der Maximalwert überschreitet den theoretischen Stride des größten Tieres. Abschließend kann gesagt werden: Die Variationsbreite des Stride wird in entscheidendem Umfang von der jeweiligen Beschaffenheit des Untergrundes geprägt. Daneben ist das Phänomen zu beobachten, daß ein nachgebendes Substrat die durchschnittlichen Stridewerte nicht nachhaltig negativ beeinträchtigt, sondern im Gegenteil größere Stridelängen begünstigt.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Salamandern:

Pace:

Im mittleren Bereich des Diagrammes verhält sich der Pace von Triturus cristatus ähnlich konstant wie der von S. atra und S. salamandra. Im unteren und oberen Abschnitt zeigt der Pace von T. cristatus den Salamandern entgegengerichtete Tendenzen. Während der Pace der Salamander durch festen Untergrund positiv und durch nachgebenden Untergrund eher negativ beeinflusst wird, führt fester Untergrund bei T. cristatus zu keiner feststellbaren Vergrößerung

des Pace, wohingegen auf nachgebendem Substrat ein sprunghaftes Ansteigen der Pacelängen zu verzeichnen ist.

Stride:

Beim Stride liegen die Verhältnisse ähnlich. Nachgebender, weicher und schlüpfriger Untergrund wirkt sich für den Stride der Salamander nachteilig aus, für Triturus cristatus offensichtlich jedoch nicht. Zwar treten bei T. cristatus auf weichem, nachgebendem Untergrund wie bei den Salamandern auch sehr kleine Minimalwerte auf, aber die Maximalwerte zeigen im Gegensatz zu den Salamandern eine extrem ansteigende Tendenz.

Diese Hauptunterschiede sind wohl direkt auf unterschiedliche Lebensbereiche und auf die unterschiedlichen Adaptationen an diesen Lebensraum zurückzuführen. Wie die Beispiele zeigen, sind die Salamander mit einem festeren Untergrund wesentlich vertrauter als mit einem weichen, nachgebenden Untergrund. Das heißt, die entsprechend kräftig entwickelten Extremitäten können nur auf einem relativ festen Untergrund optimal funktionieren. Das gilt besonders für S. atra, denn S. salamandra hat mit seiner hochbeinigen Gangart einen lokomotorischen Reaktionsmechanismus entwickelt, der es ihm gestattet, schwierige Substrata so rasch wie möglich zu überqueren. S. atra kann dies offensichtlich nicht, so war er verschiedentlich, unter anderem bei schwacher Wasserbedeckung überhaupt nicht zum Gehen zu bewegen. Er vermag allerdings im Gegensatz zu S. salamandra den Schwanz völlig vom Substrat abzuheben. Welche Auswirkungen diese Verhaltensweise auf die Stride- bzw. Pacelängen haben, kann nicht festgestellt werden.

Für Triturus cristatus dagegen scheint ein harter Untergrund ungewohnt zu sein, und seine im Verhältnis zur Körpergröße schwächer ausgebildeten Extremitäten können keine großen Pace- bzw. Stridelängen erzielen. Weiches, nachgebendes Substrat entspricht wohl eher seinem Lebensraum, und er hat offensichtlich adaptiv lokomotorische Verhaltensmuster entwickelt, die eine optimale Lokomotion unter diesen Bedingungen garantieren.

Triturus alpestris (Abb. 18)

Pace:

Die Variationsbreite des Pace von T. alpestris ist deutlich geringer als die des Stride und auch geringer als bei den bisher abgehandelten Arten. Auf trockenem, lockerem Sand wie auf festem Untergrund überschreiten die Maximalwerte den theoretisch geforderten Pace,

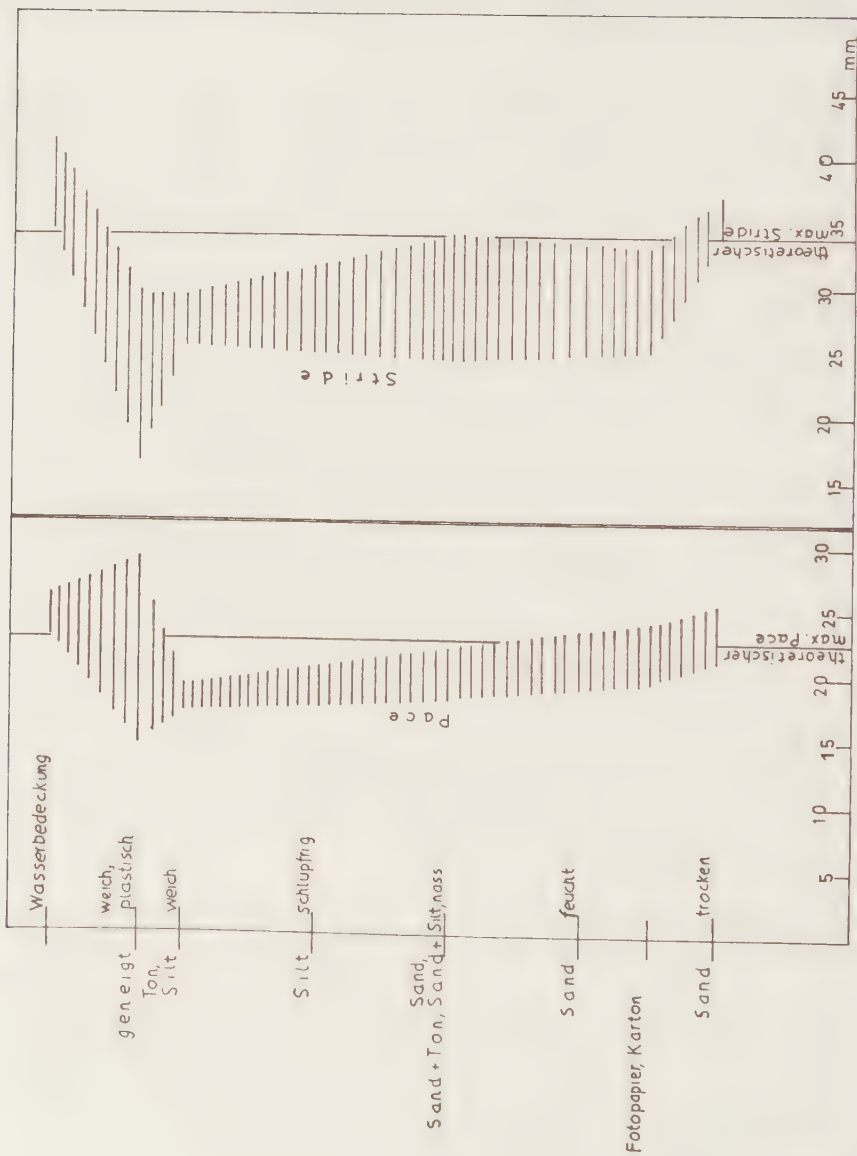


Abb. 18:
Variabilität von
Pace und Stride in
Triturus alpestris.
Untergrund bei
Triturus alpestris.

wobei der Minimalwert auf festem Untergrund schwach rückläufige Tendenz zeigt. Der Mittelwert liegt bei trockenem Sand etwas höher und bei festem Untergrund etwas niedriger als der theoretische Wert. Auf nassem, mehr oder weniger sandigem Untergrund erreichen die Maximalwerte den theoretischen Wert nicht mehr. Dies gilt ebenfalls für den Sedimentzustand weich, wobei sich die rückläufige Tendenz der Minimal- wie Maximalwerte nur noch schwach fortsetzt. Erst auf geneigtem Untergrund wird die Obergrenze merklich angehoben (die Untergrenze dagegen erniedrigt), und die Maximalwerte übertreffen den theoretischen Wert ganz beträchtlich. Unter Wasserbedeckung überschreitet auch die Untergrenze knapp den theoretischen Wert, während der Maximalwert gegenüber geneigtem Untergrund zwar etwas zurückweicht, aber immer noch deutlich höher liegt als der theoretische Wert. Daraus ist folgendes Fazit möglich: Lockerer Sand und fester Untergrund wirken sich durchaus günstig aus, nasses und weiches Substrat können dagegen den Pace mehr oder weniger nachteilig negativ beeinflussen. Die Neigung einer Ebene ist gegenüber dem Sedimentzustand von zweitrangiger Bedeutung: infolge des sehr weichen Substrates kommt es ähnlich wie bei T. cristatus zu einer Anhebung des durchschnittlichen Pace. Eine schwache Wasserbedeckung führt zu einer deutlichen Vergrößerung des Pace.

Stride:

Die Variationsbreite des Stride ist im Verhältnis zu den anderen Schwanzlurchen relativ gering. Auf trockenem, lockerem Sand reicht schon die Untergrenze des Stride dicht an den theoretischen Stride heran, der Maximalwert überschreitet ihn so deutlich, daß auch der Mittelwert höher ist. Auf fester Unterlage wird die Variationsbreite größer, der theoretische Wert wird aber nicht mehr erreicht, und der Minimalwert ist gegenüber trockenem Sand ebenfalls stark zurückgewichen. Dieser Minimalwert bleibt auch auf nassem, mehr oder weniger sandigem Untergrund weitgehend konstant, der Maximalwert reicht jedoch bis an den theoretischen Wert heran. Auf weichem Ton bzw. Silt und bei geneigtem Untergrund nehmen die Minimalwerte sprunghaft ab, die Maximalwerte jedoch vergleichsweise gering; somit ist ein deutlicher Rückgang des Mittelwertes zu verzeichnen. Unter schwacher Wasserbedeckung zeigen die Unter- und Obergrenze ansteigende Tendenz, wobei der theoretische Wert sowohl von dem Minimal- als auch von dem Maximalwert übertroffen wird. Zusammenfassend kann gesagt werden: die durchschnittlich größten Stridewerte

werden auf trockenem, lockerem Sand und unter Wasserbedeckung erzielt. Insgesamt sind die durchschnittlichen Schwankungen des Stride deutlich größer als die des Pace und damit ausgesprochen sedimentabhängig. Die Mindestwerte verhalten sich von fester Unterlage bis hin zum weichen Ton bzw. Silt sehr konstant, während die Maximalwerte nur noch durch schlüpfrigen Silt im negativen Sinne beeinflusst werden.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Salamandern und Triturus cristatus:

Pace:

Der Pace von T. alpestris zeigt die kleinste Variationsbreite von den untersuchten Urodelen-Arten. Im Gegensatz zu den Salamandern und in Übereinstimmung mit T. cristatus kommt er mit trockenem, lockerem Sand gut zurecht. Ein Unterschied gegenüber T. cristatus ist darin zu sehen, daß der theoretische Pace auf weichem Ton bzw. Silt nicht mehr erreicht, geschweige denn so stark überschritten wird. Allerdings wird bei sehr weichem und geneigtem Untergrund ein ähnlich hohes Überschreiten des theoretischen Pace wie bei T. cristatus beobachtet. In Übereinstimmung mit S. salamandra und T. cristatus zeigt der Pace bei geringer Wasserbedeckung ebenfalls eine zunehmende Tendenz.

Stride:

Die Variationsbreite des Stride ist ebenfalls deutlich geringer und die Minimalwerte verhalten sich konstanter als bei den übrigen Schwanzlurchen. Im Gegensatz zu den Salamandern steht wieder der große Stride auf trockenem Sand. Von T. cristatus unterscheidet er sich hauptsächlich dadurch, daß er auf weichem Ton bzw. Silt noch nicht einmal annähernd so große Maximalwerte erreicht. Von den Salamandern unterscheidet er sich dadurch, daß auf festem Untergrund der theoretische Stride nicht erreicht wird. Insgesamt scheint Triturus alpestris von seinem Lebensraum und von seinen Adaptationen an diesen Lebensraum eine vermittelnde Stellung zwischen den Salamandern und Triturus cristatus einzunehmen. Das heißt, er kommt von seinen lokomotorischen Fähigkeiten aus betrachtet im ausgesprochenen Lebensraum der Salamander wie in dem von T. cristatus zurecht.

Lacerta sp. 1: (Abb. 19)

Pace:

Die Variationsbreite des Pace ist verschiedentlich nur geringfügig kleiner als die des Stride. Auf trockenem, lockerem Sand wird zwar die Untergrenze stark angehoben, aber die Maximalwerte übertreffen den theoretischen Pace nur gering. Die größte Variationsbreite überhaupt wurde auf festem Untergrund (glattes Fotopapier) erzielt. Das glatte Substrat führte zu sehr kleinen Minimalwerten, andererseits treten aber auch sehr hohe Maximalwerte auf, so daß der Mittelwert nahe an den theoretischen Wert heranreicht. Ein glatter Untergrund beeinträchtigt demnach den durchschnittlichen Pace nicht negativ. Auf nassem Feinsand ist die Variationsbreite stark eingeengt. Die Minimalwerte zeigen hier zwar ansteigende Tendenz, die Maximalwerte dagegen rückläufige, der durchschnittliche Pace bleibt jedoch recht konstant. Auf weichem Silt ist die Variationsbreite wieder groß, hier treten sowohl kleinere Minimalwerte als auch größere Maximalwerte auf, so daß der Durchschnitt sich gegenüber den anderen Untergrundverhältnissen kaum verändert. Insgesamt läßt sich sagen: Die Variationsbreite kann sich stark ändern, aber der durchschnittliche Pace bleibt recht konstant und liegt dicht unter dem theoretisch geforderten Wert.

Stride:

Die Variationsbreite des Stride ist insgesamt etwas größer als die des Pace. Überraschend ist, daß auf lockerem, trockenem Sand die kleinsten Minimal- und Maximalwerte überhaupt auftreten, und der Durchschnitt weit von dem theoretisch geforderten Stride entfernt ist. Dieser theoretische Wert wird generell nur auf festem, wenn auch glattem Untergrund annähernd erreicht, jedoch nicht überschritten. Auf nassem Feinsand bleiben die Minimalwerte gegenüber festem Untergrund zwar einigermaßen konstant, die Maximalwerte zeigen jedoch stark rückläufige Tendenz. Auf weichem Silt zeigt die Untergrenze abfallende, die Obergrenze ansteigende Tendenz, der Mittelwert ist jedoch sehr weit von dem theoretischen Stride entfernt. Zusammenfassend läßt sich sagen: Trotz durchschnittlich genügend großem Pace wird generell der theoretisch geforderte Stride nicht erreicht. Nur auf festem, aber glattem Untergrund kann der theoretische Wert gerade noch tangiert, aber nicht über-

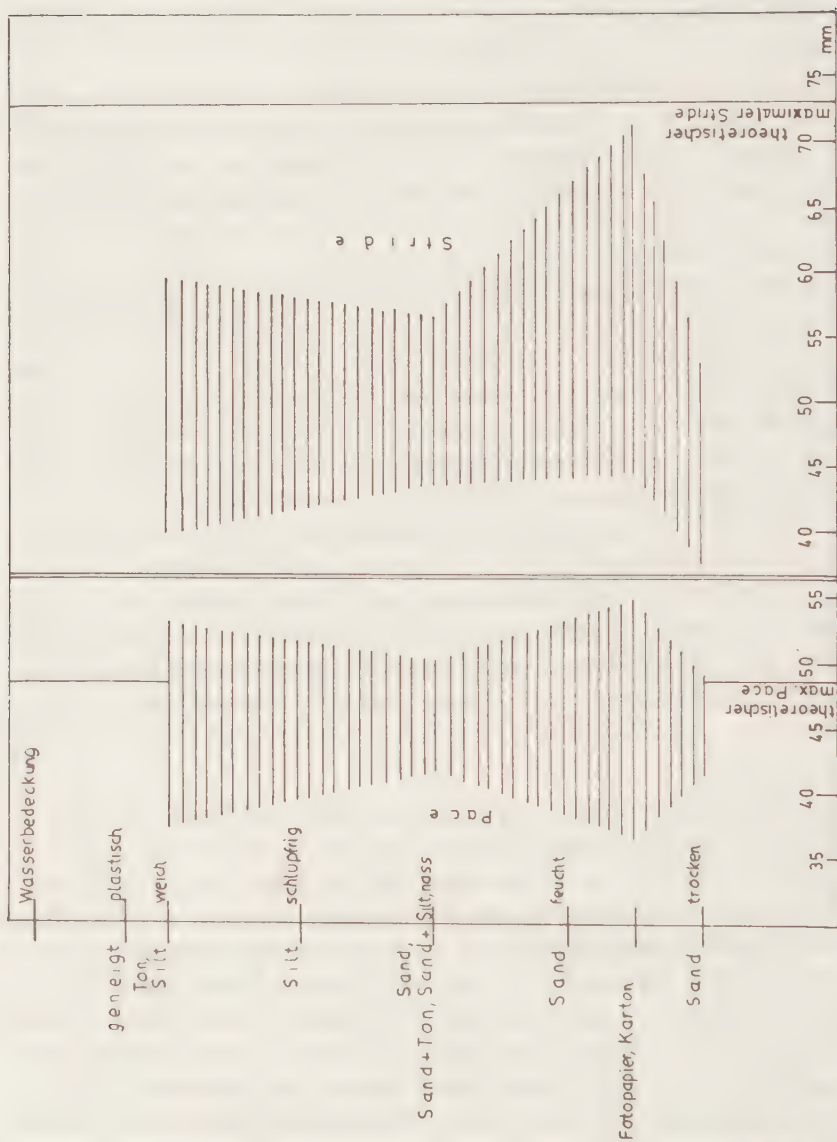


Abb. 19:
Variabilität von Pace
und Stride in Abhäng-
igkeit vom Untergrund
bei Lacerta sp. 1.

schritten werden. Das zeigt, daß ein glatter Untergrund, wenn er nur fest ist, mit Hilfe der Zehenkrallen durchaus bewältigt werden kann, und daß andererseits ein nasser und weicher Untergrund sich sehr negativ auf die Stridelänge auswirkt. Damit ist auch hier der Stride extrem vom jeweiligen Untergrund abhängig.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Schwanzlurchen:

Pace:

In seinen Durchschnittswerten zeigt der Pace ein konstanteres Verhalten als der Pace der Schwanzlurche. Der hauptsächliche Unterschied ist in der großen Variationsbreite des Pace auf festem Untergrund zu sehen. Nur bei S. salamandra zeichnet sich auf festem Untergrund eine ähnlich sprunghaft ansteigende Tendenz der Maximalwerte ab. Die kleine Variationsbreite auf nassem Untergrund ist den Salamandern entgegengerichtet. Dagegen stimmt Lacerta sp. in seiner großen Variationsbreite auf weichem Untergrund beinahe mit T. cristatus überein. Vielleicht übt in solchen Fällen der lange Eidechschenschwanz eine stabilisierende bzw. antreibende Funktion aus, wie sie von NAUCK (vgl. S.15) ja gefordert wird.

Stride:

Im Unterschied zu allen Schwanzlurchen übertrifft der Stride den theoretischen Wert überhaupt nicht. Überraschend ist, daß der Stride auf trockenem, lockerem Sand eine stärker rückläufige Tendenz zeigt als bei den Salamandern. Die sehr große Variationsbreite auf festem Untergrund steht im Gegensatz zu fast allen Schwanzlurchen, nur S. salamandra zeigt eine ähnliche Tendenz. Mit der ebenfalls großen Variationsbreite auf weichem Untergrund zeigt Lacerta sp. Ähnlichkeiten mit T. cristatus, was vielleicht, wie oben bereits angesprochen, auf ähnliche Schwanzfunktionen zurückzuführen ist.

Insgesamt wird hier sehr deutlich, daß Lacerta sp. einen harten Untergrund bevorzugt. Das ist nicht weiter verwunderlich, da es sich um eine Mauereidechsen-Art handelt. Aus diesen Diagrammen kann man also zumindest tendenziös den bevorzugten Lebensraum ablesen.

2.2.5.1.2. Änderungen der durchschnittlichen Hand-Fuß-Abstände bei verschiedenen Untergrundverhältnissen

Vorbemerkungen:

An dieser Stelle muß daran erinnert werden, daß die Größe des Hand-Fuß-Abstandes primär nur vom coupling value des erzeugenden Tieres abhängt. Wie jedoch PEABODY (1959) bereits aufzeigte übt die Beschaffenheit des Untergrundes einen gewissen Einfluß auf die Hand-Fuß-Abstände aus. Nachfolgend wird überprüft, bei welcher Untergrundbeschaffenheit sich die Abstände wenig bzw. stark ändern.

In dem Diagramm der Abbildung 20 sind die Änderungen der Hand-Fuß-Abstände in Abhängigkeit von der jeweiligen Art und Beschaffenheit des Substrates dargestellt. Im Gegensatz zu der vorhergehenden Besprechung des Pace und Stride sind hier nicht Minimal- bzw. Maximalwerte, sondern Durchschnittswerte abgetragen.

Salamandra atra: (gestrichelte Linie in Abb. 20)

Der theoretische Hand-Fuß-Abstand von Salamandra atra liegt bei 12,5 mm, der aus 13 Fährten errechnete Durchschnittswert beträgt 11,16 mm. Auf trockenem, lockerem Sand wird der theoretische Wert nahezu erreicht, der Durchschnittswert weit überschritten. Auf festem Untergrund sind die Hand-Fuß-Abstände am kleinsten, sie liegen hier durchschnittlich unter 10 mm, also weit unter dem theoretischen wie dem absoluten Durchschnittswert. Auf nassem, mehr oder weniger sandigem Substrat besteht wieder eine Tendenz zu größeren Abständen, allerdings liegen sie immer noch unter dem absoluten Durchschnitt wie unter dem theoretischen Wert. Auf schlüpfrigem und weichem Silt bzw. Ton setzt sich die Tendenz zu größeren Abständen weiter fort; auf weichem Silt bzw. Ton wird der theoretische Wert recht deutlich überschritten. Bei geneigten Ebenen besteht wieder eine schwache Tendenz zu kleineren Hand-Fuß-Abständen. Zusammenfassend kann man sagen: Weicher, nachgebender Untergrund führt zu einer relativen Vergrößerung der Hand-Fuß-Abstände gegenüber den auf festem Untergrund meßbaren Abständen. Außerdem sind die kleinen Hand-Fuß-Abstände auf hartem Untergrund mit den auf diesem Untergrund erzielten durchschnittlich großen Pace- und Stride-Werten in Beziehung zu setzen.

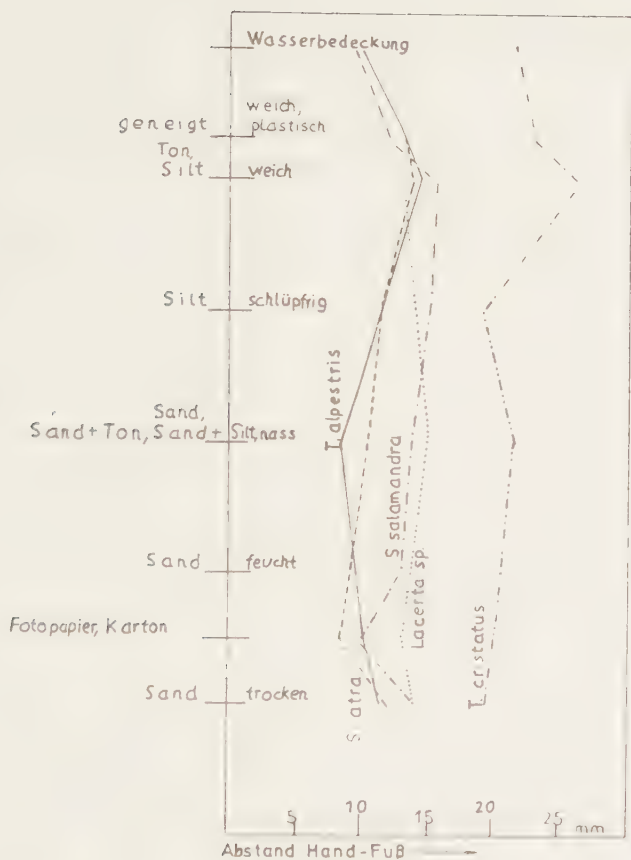


Abb. 20:
Änderungen der Hand-Fuß-Abstände in Abhängigkeit vom Untergrund.

Salamandra salamandra: (punktiert-gestrichelte Linie in Abb. 20)

S.salamandra müßte theoretisch einen Hand-Fuß-Abstand von ca. 17,5 mm besitzen, der aus 16 Fährten errechnete Gesamtdurchschnitt liegt bei 12,83 mm. Auf lockerem, trockenem Sand wird einer der durchschnittlich größten Hand-Fuß-Abstände erreicht, der zwar über dem Gesamtdurchschnitt jedoch weit unter dem theoretischen Wert liegt. Einer der durchschnittlich kleinsten Abstände wurde auf festem Untergrund erzielt. Je nasser, schlüpfriger und weicher das Substrat wird, um so größer wird der Hand-Fuß-Abstand. Auf weichem Silt bzw. Ton wird der Gesamtdurchschnittswert weit übertroffen, der theoretische Wert aber nicht erreicht. Bei geneigter Fläche und Wasserbedeckung besteht wieder eine rückläufige Tendenz. Unter Wasserbedeckung wird sogar der kleinste Abstand überhaupt erreicht. Generell kann man also auch hier sagen: Je nasser, schlüpfriger und weicher das Sediment, um so größer der Hand-Fuß-Abstand. Eine Ausnahme davon stellt die unter Wasserbedeckung erzeugte Fährte dar, doch darauf wird später noch eingegangen werden. Außerdem kann wie bei S. atra ein kleiner Hand-Fuß-Abstand mit durchschnittlich großen Pace- und Stridelängen korreliert werden.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit S. atra:

Die Hand-Fuß-Abstände ändern sich zumindest in ihren Tendenzen gleichsinnig mit S. atra.

Triturus cristatus: (doppelt punktiert-gestrichelte Linie in Abb.20)

Vorbemerkung:

In dem Diagramm sind die durchschnittlichen Hand-Fuß-Abstände dreier Individuen eingetragen. Der theoretische Abstand des kleinsten Tieres liegt bei 20,5, der des größten bei 22 mm.

Auf lockerem, trockenem Sand wird der theoretische Hand-Fuß-Abstand des kleinsten Tieres nicht erreicht. Bei festem Untergrund besteht eine schwach zunehmende Tendenz, die sich auch auf nassem, meist mehr oder weniger sandigem Sediment fortsetzt. Auf schlüpfrigem Silt ist eine sprunghafter Rückgang zu kleineren, auf weichem Silt bzw. Ton ein ebenso sprunghafter Anstieg zu großen Abständen zu verzeichnen. Bei geneigter Fläche und unter Wasserbedeckung besteht wieder rückläufige Tendenz. Generell kann hier nicht mehr davon gesprochen werden, je weicher das Substrat, um so größer der Hand-

Fuß-Abstand. Auch ist eine allgemeine Korrelation zwischen großen Pace- und Stridelängen mit kleinen Hand-Fuß-Abständen nicht möglich.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den beiden Salamandern:

Zwischen trockenem Sand und festem Untergrund besteht keine ausgesprochene Differenzierung wie bei den Salamandern. Auf nassem, meist mehr oder weniger sandigem Substrat ist die Tendenz gleichgerichtet, auf schlüpfrigem Silt dagegen ausgesprochen konträr. Bei weichem Silt, geneigtem Untergrund und unter Wasserbedeckung bestehen wieder gleichartige Tendenzen.

Triturus alpestris: (durchgezogene Linie in Abb. 20)

Der theoretische Hand-Fuß-Abstand für T. alpestris beträgt 10,5 mm, der aus 10 Fährten errechnete Gesamtdurchschnitt liegt bei 10,54 mm. Auf trockenem, lockerem Sand ist der durchschnittliche Abstand größer als der theoretische Wert und der Gesamtdurchschnitt. Bei festem, nicht nachgebendem Untergrund wird der Abstand geringfügig reduziert und liegt unter den Orientierungswerten. Die rückläufige Tendenz wird auf nassem, meist mehr oder weniger sandigem Untergrund noch deutlicher, hier tritt der durchschnittlich kleinste Wert auf. Auf weichem Silt wird der Hand-Fuß-Abstand wieder größer und übertrifft sowohl den Gesamtdurchschnitt als auch den theoretischen Wert. Bei geneigter Ebene ist die Tendenz rückläufig, der Abstand übertrifft die Orientierungswerte aber immer noch deutlich. Erst unter Wasserbedeckung wird wieder ein Wert erreicht, der deutlich unter dem Gesamtdurchschnitt und dem theoretischen Wert liegt. Zusammenfassend kann man sagen, daß weicher Silt bzw. Ton wieder zu größeren Hand-Fuß-Abständen führen. Aber die Korrelation zwischen großen Pace- und Stridelängen mit kleinen Hand-Fuß-Abständen ist nur bei "Wasserbedeckung" eindeutig möglich.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Salamandern und

T. cristatus

Zwischen den Substratarten trockener Sand und fester Untergrund ist die Tendenz den Salamandern gleichgerichtet, aber entgegengesetzt der von T. cristatus. Beim Sedimentzustand "naß" ist sie sowohl den Salamandern als auch T. cristatus entgegengesetzt gerichtet. Bei "weich" stimmt sie mit den Salamandern und mit T. cristatus überein. In dem obersten Abschnitt des Diagrammes sind die Tendenzen im wesentlichen alle gleichgerichtet.

Lacerta sp. 1: (gepunktete Linie in Abb. 20)

Bei den Eidechsen sind keine Aussagen über die theoretischen Hand-Fuß-Abstände möglich; der aus 6 Fährten errechnete Gesamtdurchschnitt liegt bei 14,17 mm. Auf trockenem, lockerem Sand liegt der Abstand etwas unter dem Gesamtdurchschnitt. Auf festem Untergrund besteht eine schwache rückläufige Tendenz. Auf nassem Sand wird der Abstand wieder etwas größer. Die deutlichste Tendenz zu kleinem Hand-Fuß-Abstand besteht bei weichem Silt, hier wurde der durchschnittlich kleinste Wert gemessen. Zusammenfassend kann gesagt werden:

Weiches, nachgebendes Substrat muß nicht zu großen Hand-Fuß-Abständen führen, und kleine Hand-Fuß-Abstände können auch nur bedingt mit großen Pace- und Stridelängen korreliert werden.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Schwanzlurchen

Die Tendenzen bei trockenem Sand und festem Untergrund sind mit denen der beiden Salamander und T. alpestris gleichgerichtet, aber entgegengesetzt denen von T. cristatus. Auf nassem Sand stimmen die Tendenzen mit denen der Salamander und T. cristatus im wesentlichen überein, aber nicht mit T. alpestris. Die deutlich rückläufige Tendenz auf weichem Silt steht im Gegensatz zu der bei den Schwanzlurchen beobachteten.

2.2.5.1.3. Änderungen der Gangbreiten der Hinterextremitäten (Abb. 21)

Vorbemerkungen:

Das Diagramm der Abbildung 21 zeigt in der linken Hälfte die Änderungen der Gangbreiten der Hinterextremitäten in Abhängigkeit von der Art und Beschaffenheit des Untergrundes. Bei der nachfolgenden Besprechung wird darüber hinaus aufzudecken versucht, in welchen Beziehungen die Fährtengröße Pace, Stride und Gangbreite zueinander stehen.

Salamandra atra:

Die theoretische Gangbreite von *S. atra* liegt bei 20 mm. Auf lockerem, trockenem Sand wird sie nahezu erreicht und auf schlüpfrigem Silt überschritten. Alle übrigen Werte liegen deutlich tiefer. Die stärkste Änderung zu kleiner Gangbreite hin macht sich auf festem Untergrund bemerkbar und steht hier in direktem Zusammenhang mit durchschnittlich großen Pace- und Stridelängen. Auch auf weichem Silt bzw. Ton besteht eine deutliche Tendenz zu kleiner Gangbreite, die in diesem Falle jedoch nicht mit durchschnittlich großen Pace- und Stridelängen in Verbindung zu bringen ist. Die mit Abstand größten Gangbreiten wurden auf schlüpfrigem Silt erzielt und entsprechen einer Reduzierung der Stridelängen. Man kann also insgesamt sagen:

Pace, Stride und Gangbreite stehen in einer gewissen Wechselbeziehung. Ein relativ großer Pace und Stride auf festem Untergrund äußert sich unmittelbar in einer kleineren Gangbreite. Dagegen deutet die kleinere Gangbreite auf weichem Ton bzw. Silt an, daß ein großer Pace und Stride zwar angestrebt wurde, aber infolge des schwierigen Untergrundes nicht erreicht werden konnte. Zum anderen äußert sich eine starke Reduzierung des Stride unmittelbar in größeren Gangbreiten.

Salamandra salamandra:

Die theoretisch zu erwartende Gangbreite von *S. salamandra* liegt bei 21,5 mm. Die tatsächlich erreichten Gangbreiten liegen bei allen Substratarten durchschnittlich deutlich höher. Eine erkennbare Tendenz zu kleineren Gangbreiten macht sich nur bei trockenem Sand und schlüpfrigem Silt bemerkbar und steht zwar mit durchschnittlich kleinen Stridewerten in Verbindung, aber es werden immer noch relativ große durchschnittliche Pace erzielt. Auf festem

Untergrund werden durchschnittlich hohe Pace- und Stridewerte erzielt, woraus aber eine deutliche Tendenz zu größeren Gangbreiten resultiert. Die größten Gangbreiten treten bei weichem Silt bzw. Ton und unter Wasserbedeckung auf. Zumindest unter Wasserbedeckung resultieren aus durchschnittlich sehr großen Pace- und Stridewerten hohe Gangbreiten. Zusammenfassend läßt sich sagen:

Bei S. salamandra ist eine ausgeprägte Tendenz zu höheren Gangbreiten zu beobachten, wenn Pace und Stride ebenfalls höhere Werte annehmen.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit S. atra:

Die durchschnittlich höheren Gangbreiten unterscheiden S. salamandra deutlich von S. atra. Dabei sind die größeren Gangbreiten primär auf die längeren Extremitäten zurückzuführen. In den gegensätzlichen Reaktionen der Gangbreiten auf verschiedenem Untergrund (vgl. Abb. 21) drücken sich jedoch auch gewisse lokomotorische Unterschiede aus. Eventuell äußern sich auch bereits geringe Schwankungen in der Intensität der lateralen Körperundulationen in höheren bzw. niedrigeren Gangbreiten.

Triturus cristatus:

Die theoretischen Gangbreiten der drei Individuen von Triturus cristatus liegen zwischen 18 und 19 mm. Im Durchschnitt liegen die in den Fährten erreichten Gangbreiten unter 18 mm. Nur auf schlüpfrigem Silt und lockerem, trockenem Sand wird dieser Wert nahezu tangiert und allein unter Wasserbedeckung übertroffen. Die stärkste Tendenz zu kleinen Gangbreiten macht sich auf festem Untergrund und auf weichem Ton bzw. Silt bemerkbar. Beide Male wird auch ein durchschnittlich großer Stride erzielt, wenn auch der Pace auf festem Untergrund durchschnittlich etwas reduziert erscheint. Die höchste Gangbreite überhaupt wurde unter Wasserbedeckung erreicht, wo der durchschnittliche Pace und Stride allerdings ebenfalls recht hoch war. Auch auf trockenem Sand ist die Gangbreite relativ hoch und gleichfalls Pace und Stride. Nur auf schlüpfrigem Silt ist der durchschnittliche Stride etwas reduziert und die Gangbreite zeigt Tendenzen zu höheren Werten. Insgesamt kann gesagt werden: Aus durchschnittlichen hohen Pace- und Stridelängen können kleinere und größere Gangbreiten resultieren. Ein enger Zusammenhang zwischen Pace, Stride und Gangbreite besteht offensichtlich nicht.

Abb. 218

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Salamandern:

Die Gangbreiten sind generell kleiner, was primär auf die kürzeren Extremitätenlängen zurückzuführen ist. Die Gangbreiten ändern sich mit wechselndem Untergrund zumindest in ihren Tendenzen wie bei S. atra, aber größtenteils entgegengesetzt zu S. salamandra. Nur die unter Wasserbedeckung erzielten hohen Gangbreiten stimmen mit S. salamandra überein.

Triturus alpestris:

Die theoretisch zu erwartende Gangbreite von T. alpestris liegt bei 15 mm. Bei trockenem, lockerem Sand, festem Untergrund und unter Wasserbedeckung wird dieser theoretische Wert deutlich übertroffen, ansonsten jedoch mehr oder weniger deutlich unterschritten. Die stärkste Tendenz zu kleineren Gangbreiten besteht bei weichem Ton bzw. Silt und geneigtem Untergrund und kann nur bei letzterem mit zunehmender Tendenz des Pace nicht aber des Stride in Verbindung gebracht werden.

Die größten Gangbreiten kommen wie schon bei Salamandra salamandra und Triturus cristatus unter Wasserbedeckung vor und sind hier mit stark zunehmender Tendenz der Pace- und Stridewerte in Verbindung zu setzen. Auch auf lockerem, trockenem Sand stehen relativ große Gangbreiten in Zusammenhang mit zunehmendem Pace und Stride. Man sieht also, daß große Pace und Stride nicht zu deutlich kleineren Gangbreiten führen.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Salamandern und mit

T. cristatus:

Von den in diesem System berücksichtigten Schwanzlurchen zeigt T. alpestris die geringsten Gangbreiten entsprechend der geringsten Länge seiner Hinterextremitäten. Die Änderung seiner Gangbreiten infolge unterschiedlichen Substrates ist im strengen Sinne nur bei schwacher Wasserbedeckung mit Salamandra salamandra und Triturus cristatus gleichgerichtet. Ansonsten dominieren im Gegensatz zu allen anderen Schwanzlurchen Tendenzen zu kleineren Gangbreiten.

Lacerta sp. 1:

Die theoretische Gangbreite von Lacerta sp. liegt bei etwa 31 mm, die tatsächlichen Gangbreiten sind aber weit höher. Die niedrigste durchschnittliche Gangbreite von ca. 35 mm wird auf festem Unter-

grund, die höchste von ca. 40 mm auf nassem Sand erreicht. Die kleinere Gangbreite auf festem Untergrund kann mit zunehmender Tendenz des Stride auf festem Untergrund in Verbindung gebracht werden, die höheren Gangbreiten bei allen übrigen Untergrundverhältnissen resultieren aus der Tendenz zu relativ kleineren Stridelängen bei + konstant bleibendem durchschnittlichen Pace. Bei Lacerta sp. besteht also eine direkte Wechselbeziehung zwischen kleiner Gangbreite und zunehmender Tendenz der Stridelängen.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Schwanzlurchen:

Die sehr viel höhere Gangbreite der Hinterextremitäten ist primär auf die unvergleichlich längeren Extremitäten zurückzuführen. Die Reaktionen auf veränderte Untergrundverhältnisse sind verhältnismäßig stark. So ist es auch durchaus denkbar, und die Daten der kleineren, schnelleren Eidechse beweisen es, daß mit zunehmender Ganggeschwindigkeit die Gangbreiten (trotz größerer Extremitätenlänge) sich in ähnlichen Größenordnungen, wie etwa bei S. salamandra, bewegen können.

Änderungen der Gangbreiten der Vorderextremitäten: (Abb. 21)

Das wesentliche Merkmal dieser Änderungen ist, daß sie verschiedentlich den Gangbreitenänderungen der Hinterextremitäten genau entgegengerichtet sind, so etwa bei S. atra in der oberen Hälfte des Diagrammes oder bei Lacerta sp. allgemein. Sehr konstant verhält sich die Gangbreite von Triturus alpestris, während S. salamandra extreme Schwankungen zeigt; außerdem ist unter Wasserbedeckung hier die Änderung der Gangbreite der Hinterextremität entgegengerichtet. Die Ursachen hierfür und für die extremen Schwankungen generell sind vielleicht in unterschiedlich intensiven, lateralen Körperundulationen zu sehen. Weiterhin fällt auf, daß die Gangbreitenänderungen bei S. atra und T. cristatus genau einander entgegengesetzt verlaufen. Dies könnte ebenfalls mit einer unterschiedlich starken Neigung zu lateralen Körperundulationen zusammenhängen.

2.2.5.1.4. Änderungen der scheinbaren Rumpflängen und Intensität der lateralen Körperundulationen: (Abb. 22)

Vorbemerkungen:

Die meisten Urodelen und auch Eidechsen zeigen während der Lokomotion mehr oder weniger starke laterale Körperundulationen. Es ist leicht einzusehen, daß diese lateralen Undulationen zu einer Verkürzung des direkten Abstandes zwischen Glenoid und Acetabulum, der in den Fährten als scheinbare Rumpflänge gemessen wird, führen muß. Bildet man nun das Verhältnis reale Rumpflänge/scheinbare Rumpflänge, so muß der Quotient daraus bzw. dessen Abweichungen von dem Wert 1,0 ein Maß für die Verkürzung des Glenoid-Acetabulum-Abstandes und damit auch für die Intensität der lateralen Körperundulationen darstellen. Im folgenden soll versucht werden, die Intensität der lateralen Körperundulationen der verschiedenen Versuchstiere in Abhängigkeit von dem jeweiligen Untergrund zu erfassen. Außerdem sollen die Auswirkungen der lateralen Körperundulationen auf die Fährtengrößen Stride, Pace, Abstand Hand-Fuß und Gangbreite studiert werden. In dem Diagramm der Abbildung 22 ist die Intensität der lateralen Undulation in Abhängigkeit von dem jeweiligen Untergrund abgetragen.

Salamandra atra:

In Abhängigkeit von dem jeweiligen Untergrund zeigt *S. atra* recht unterschiedlich intensive laterale Körperundulationen. Die stärksten Undulationen waren auf festem Untergrund zu verzeichnen, woraus der durchschnittlich größte Stride resultiert. Der Pace zeigt hier zwar auch große Maximalwerte, bleibt im Durchschnitt jedoch mehr oder weniger konstant. Dagegen ändern sich die Hand-Fuß-Abstände sowie die Gangbreiten der Hinter- und Vorderextremitäten bei intensiven Undulationen jeweils in Richtung kleinerer Werte. Mit schwächer werdender Undulation nimmt der durchschnittliche Stride ab, der Pace bleibt relativ konstant, und die Hand-Fuß-Abstände wie die Gangbreiten der Hinterextremitäten werden durchschnittlich größer. Bei schlüpfrigem Silt ist ein Minimum der Undulationsintensität zu erkennen, dementsprechend ist der durchschnittliche Stride klein, der Pace tendiert zu seinem theoretischen Wert, die Hand-Fuß-Abstände, wie die Gangbreiten der Hinterextremitäten, zeigen durchschnittlich Tendenzen zu größeren Werten; umgekehrt tendieren hier die Gangbreiten der Vorderextremitäten zu kleineren Werten. Auf weichem Ton bzw. Silt

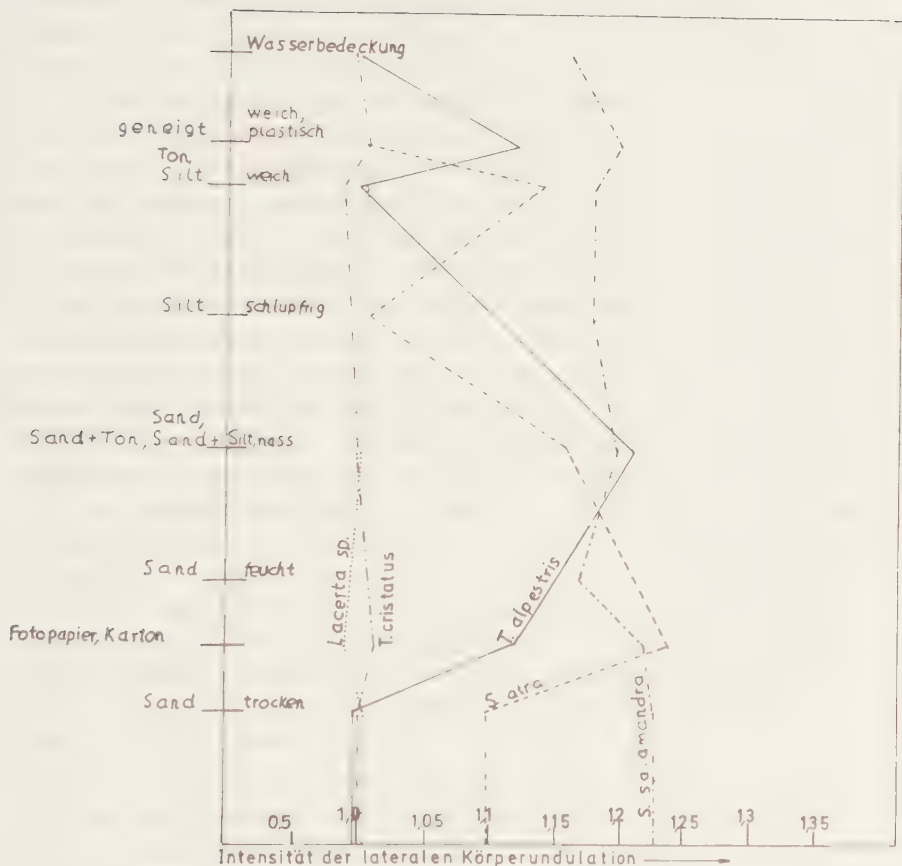


Abb. 22:
 Änderungen der Intensität der lateralen Körperundulationen in Abhängigkeit vom Untergrund.

nimmt die Intensität der lateralen Körperundulationen wieder deutlich zu, der Stride zeigt schwache Tendenzen zu etwas höheren Werten als auf schlüpfrigem Silt, der Pace tendiert eher zu kleineren Durchschnittswerten, die Gangbreiten der Hinterextremitäten werden durchschnittlich kleiner, die der Vorderextremitäten dagegen größer. Und die Hand-Fuß-Abstände bleiben durchschnittlich größer als bei schwacher Undulation. Bei geneigtem Untergrund ist die Intensität der Undulationen nahezu gleich Null, dennoch ist der Stride durchschnittlich etwas größer als auf weichem Ton bzw. Silt mit starken Undulationen, der Pace bleibt wiederum relativ konstant, die Hand-Fuß-Abstände tendieren nur äußerst schwach zu kleineren Werten, die Gangbreiten der Hinterextremitäten werden eher etwas größer, die der Vorderextremitäten dagegen deutlich kleiner. Insgesamt zeigen die Verhältnisse bei S. atra sehr deutlich, daß laterale Körperundulationen nur auf festem Untergrund sehr intensiv stattfinden und die Lokomotion effektiver gestalten, d.h. in einem großen Stride resultieren. Der Pace bleibt im Durchschnitt relativ unbeeinflusst durch die Intensität der Körperundulationen. Auf festem Untergrund führen starke Undulationen zu kleinen Hand-Fuß-Abständen und kleinen Gangbreiten sowohl der Hinter- als auch der Vorderextremitäten. Ganz allgemein nimmt bei weichem, nachgebendem Untergrund die Intensität der lateralen Körperundulationen ab, und zwar je nach Untergrund verschieden stark. Damit werden die Hand-Fuß-Abstände und die Gangbreiten der Hinterextremitäten durchschnittlich größer. Stärkere Undulationen auf schwierigem Untergrund beeinflussen nur noch die Gangbreiten der Hinterextremitäten merklich, die Hand-Fuß-Abstände können dadurch jedoch kaum noch verringert werden. Die Gangbreiten der Vorderextremitäten verhalten sich auf schwierigerem Untergrund umgekehrt zu denen der Hinterextremitäten und ändern sich gleichsinnig mit der Intensität der lateralen Körperundulationen. Vermutlich soll dadurch die Stabilität der Körperlage aufrechterhalten oder verbessert werden.

Salamandra salamandra:

Die Intensität der lateralen Körperundulationen ist bei S. salamandra allgemein sehr hoch und ändert sich nicht sehr stark mit dem Untergrund. Die intensivsten lateralen Körperundulationen

fanden auf trockenem, lockerem Sand und festem Untergrund statt. Aber nur auf festem Untergrund resultiert daraus ein durchschnittlich großer Stride und Pace. Ebenfalls nur auf festem Untergrund wird demzufolge auch der Hand-Fuß-Abstand deutlich verkleinert. (Die Hand-Fuß-Abstände sind aufgrund der generell intensiven lateralen Körperundulationen immer kleiner als der theoretische Wert.) Die Gangbreiten der Hinterextremitäten zeigen bei starken Undulationen auf festem Untergrund leichte, die der Vorderextremitäten jedoch sehr ausgeprägte Tendenzen zu höheren Werten. Auf feuchtem Sand nehmen die Körperundulationen auffallend ab, was zu relativ kleinerem Stride und Pace führt, und die Hand-Fuß-Abstände zeigen deutliche Tendenzen zu höheren Werten; die Gangbreiten der Hinter- und Vorderextremitäten bleiben gegenüber festem Untergrund weitgehend konstant. Auf nassem, mehr oder weniger sandigem Untergrund werden die Undulationen wieder etwas stärker, aber erst bei geneigtem Untergrund ist eine sehr deutliche Zunahme erkennbar. Diese resultiert wieder in einem durchschnittlich höheren Pace und Stride; die Hand-Fuß-Abstände, die bisher leicht anstiegen, tendieren zu kleineren Werten, und die Gangbreiten der Hinterextremitäten werden gegenüber dem vorhergehenden Sedimentzustand wieder etwas kleiner. Unter Wasserbedeckung ist die Intensität der Körperundulationen am geringsten, dennoch steigen Pace und Stride geradezu sprunghaft an, und die Hand-Fuß-Abstände sind sehr klein. Die Gangbreiten der Hinterextremitäten tendieren eher zu größeren Werten, die der Vorderextremitäten zu kleineren.

Zusammenfassend läßt sich sagen: S. salamandra unduliert generell sehr intensiv, aber nur auf relativ festem Untergrund resultiert daraus ein deutlicher Anstieg des durchschnittlichen Pace und Stride. Die großen, unter Wasserbedeckung erzielten Stride- und Pacewerte sind nicht auf intensive laterale Körperundulationen, sondern auf die beobachtete hochbeinige Gangart zurückzuführen. Die Hand-Fuß-Abstände sind infolge der allgemein intensiven Undulationen immer kleiner als der theoretische Wert, und eine Steigerung der lateralen Körperundulationen führt nur auf relativ festem Untergrund zu einer weiteren, deutlichen Verkleinerung. Die Gangbreiten der Hinterextremitäten reagieren auf stärkere Undulationen nur gering, allenfalls wirken sich schwächere Undulationen in relativ höheren Gangbreiten aus. Dies scheint in stärkerem Maße

für die Gangbreiten der Vorderextremitäten zu gelten. Schwächere laterale Körperundulationen können unmittelbar zu höheren Gangbreiten führen. Welche Faktoren andererseits aber zu so niedrigen Gangbreiten bei relativ schwachen Undulationen wie auf schlüpfrigem Silt beitragen, kann nicht festgestellt werden.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit *S. atra*:

Der Hauptunterschied gegenüber *S. atra* ist in den durchschnittlich intensiveren Körperundulationen wie in deren relativen Unabhängigkeit von der Art und Beschaffenheit des Untergrundes zu sehen. Übereinstimmungen ergeben sich insofern, als daß bei beiden auf festem Untergrund die intensivsten lateralen Körperundulationen festzustellen sind.

Triturus cristatus:

Nach PEABODY (1959) neigen Tiere mit größeren Rumpflängen zu geringeren Körperundulationen als solche mit kürzeren Rumpflängen. Dies bestätigt sich hier durchaus auch bei *Triturus cristatus* mit seinem relativ langen Rumpf im Verhältnis zu den Extremitäten. Die Intensität der lateralen Körperundulationen ist nach dem Schema der Abbildung 22 kaum nennenswert. Lediglich auf festem Untergrund liegt der Wert deutlich über 1,0. Diesem entspricht ein durchschnittlich großer Stride, aber ein relativ kleiner Pace. Der durchschnittliche Hand-Fuß-Abstand wird durch stärkere Undulationen nicht kleiner. Dagegen wird die Gangbreite der Hinterextremitäten geringfügig verkleinert, die Gangbreite der Vorderextremitäten jedoch wird größer. Das absolute Minimum der Undulationsintensität ist auf weichem Silt bzw. Ton festzustellen. Hier liegt der Wert deutlich unter 1,0, d.h. die scheinbare Rumpflänge ist also größer als die reale Rumpflänge. Bei der Erzeugung dieser Fährte konnten Muskelkontraktionen festgestellt werden, die den Schwanz von distal nach proximal wellenförmig durchliefen. Es ist anzunehmen, daß hier ein zusätzlicher Antrieb durch den Schwanz erfolgte, was zu den extrem hohen Maximalwerten für Pace und Stride führte. Damit verkleinerte sich der durchschnittliche Hand-Fuß-Abstand sehr deutlich. Die Gangbreite der Hinterextremitäten zeigt schwache Tendenzen zu kleineren Werten, die der Vorderextremitäten ändert sich kaum. Unter Wasserbedeckung liegt der Wert für die Intensität der lateralen Körperundulationen ebenfalls unter 1,0; auch hier muß mit einem zusätzlichen Antrieb durch den Schwanz bzw. die Schwanzmuskulatur gerechnet werden. Der Hand-Fuß-

Abstand ist zwar gegenüber weichem Silt bzw. Ton kleiner, aber immer noch relativ groß. Die Gangbreiten der Hinter- und Vorderextremitäten zeigen Tendenzen zu höheren Werten. Zusammenfassend kann gesagt werden:

Nennenswerte laterale Körperundulationen sind überhaupt nur auf festem Untergrund festzustellen. Sie sind mit einem durchschnittlich großen Stride, aber einem relativ kleinen Pace verbunden. Der Hand-Fuß-Abstand wird dadurch kaum beeinflusst; die Gangbreite der Hinterextremitäten wird etwas schmaler, die der Vorderextremitäten dagegen breiter. Eine weitaus größere Steigerung der Lokomotionseffektivität kann mit Hilfe der Schwanzmuskulatur erfolgen, wobei den Schwanz während der Lokomotion "Wellen" von distal nach proximal durchlaufen, die den Körper vermutlich vorantreiben helfen.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Salamandern:

Die geringe Neigung zu lateralen Körperundulationen unterscheidet T. cristatus stark von den Salamandern. Die Salamander sind außerdem wohl nicht in der Lage, den Schwanz aktiv in die Lokomotion als zusätzliche Antriebsquelle miteinzubeziehen. Geringe Übereinstimmungen mit den Salamandern können darin gesehen werden, daß auf festem Untergrund am stärksten unduliert wird.

Triturus alpestris:

In Abhängigkeit von dem jeweiligen Untergrund zeigt T. alpestris sehr unterschiedlich intensive laterale Körperundulationen. Die mit Abstand stärksten Undulationen sind auf nassem, mehr oder weniger sandigem Substrat zu verzeichnen, woraus jedoch im Durchschnitt weder deutlich größere Stride- noch Pacelängen resultieren. Die starken Undulationen führen jedoch zu deutlich kleineren durchschnittlichen Hand-Fuß-Abständen und zu kleineren Gangbreiten der Hinterextremitäten, die Gangbreiten der Vorderextremitäten werden im Durchschnitt davon nicht berührt. Die geringste Neigung zu lateralen Körperundulationen ist auf trockenem, lockerem Sand, weichem Ton bzw. Silt und unter Wasserbedeckung zu beobachten. Allerdings resultieren aus diesen schwachen Undulationen zumindest auf trockenem Sand und unter Wasserbedeckung überdurchschnittlich große Pace- und Stridelängen. Es muß deshalb angenommen werden, daß auf stark nachgebendem Substrat Schwanzbewegungen die Lokomotion wie bei T. cristatus erheblich unterstützen. Die festgestellten

schwachen Undulationen auf trockenem Sand und weichem Ton bzw. Silt sind mit deutlichen Tendenzen zu größeren Hand-Fuß-Abständen zu korrelieren; die Gangbreiten der Hinterextremitäten sind bei etwa gleich schwacher Undulation auf trockenem Sand wesentlich höher als auf weichem Silt bzw. Ton. Die Gangbreiten der Vorderextremitäten sind auf trockenem Sand am geringsten. Unter Wasserbedeckung sind die Undulationen ähnlich schwach, die Hand-Fuß-Abstände zeigen hier jedoch deutliche Tendenzen zu kleineren, die Gangbreiten der Hinter- und Vorderextremitäten mehr oder weniger deutliche Tendenzen zu höheren Werten. Auf festem Untergrund und bei geneigter Fläche wird merklich stärker unduliert als in den letztgenannten Fällen, allerdings resultieren daraus nur höhere Pacewerte, nicht aber höhere Stride-Werte; die Hand-Fuß-Abstände tendieren zu kleineren Werten, und die Gangbreiten der Hinterextremitäten sind auf festem Untergrund merklich größer als bei geneigter Ebene, im Falle der Vorderextremitäten ist der Unterschied nicht so deutlich.

Abschließend kann gesagt werden: Triturus alpestris ist zu intensiven lateralen Körperundulation befähigt, diese führen aber zu keinem deutlichen Lokomotionsvorteil. Dagegen werden bei schwacher oder fehlender Undulation vermutlich mit Unterstützung des Schwanzes wesentlich größere Stridelängen erzielt.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Salamandern und mit Triturus cristatus:

Wie Salamandra atra so unduliert T. alpestris auf verschiedenem Untergrund unterschiedlich stark. Aber anders als bei S. atra liegt das Maximum seiner Undulationen nicht bei festem, sondern auf mehr oder weniger stark nachgebendem Untergrund. Bei beiden Salamandern besteht eine direkte Beziehung zwischen intensiven Undulationen und großen Stridelängen, nicht aber bei T. alpestris. Er vergrößert seinen Stride auf geeignetem Untergrund wie T. cristatus wahrscheinlich mit Hilfe der Schwanzmuskulatur. Von T. cristatus unterscheidet er sich hauptsächlich durch seine Befähigung zu intensiven lateralen Körperundulationen.

Lacerta sp.:

Es ist sehr Überraschend festzustellen, daß die Eidechse nach diesem Schema kaum oder keine lateralen Körperundulationen zeigt. Auf festem Untergrund liegt die Intensität der lateralen Körperundu-

lation unter 1,0, d.h. die scheinbare Rumpflänge ist größer als die reale Rumpflänge. Aber gerade auf festem Untergrund werden die höchsten Stridewerte erzielt. Nach den Erfahrungen mit T. cristatus und auch T. alpestris ist zu vermuten, daß auch die Eidechse ihre Lokomotion mit Hilfe des Schwanzes effektiver gestaltet. Dies würde durchaus mit NAUCKS Theorie (1924, S. 20) übereinstimmen, der ebenfalls eine Unterstützung der Lokomotion durch den Schwanz vermutet (vgl. auch S. 15).

Auf weichem Untergrund ist die Intensität der lateralen Körperundulationen noch am größten, daraus resultieren allerdings keine nachweisbar höhere Pace- und Stridewerte. Die Hand-Fuß-Abstände zeigen gegenüber schwächeren Undulationen deutliche Tendenzen zu kleineren Werten. Die Gangbreite der Hinterextremitäten dagegen ist gerade bei schwacher bzw. fehlender Undulation am geringsten, die Gangbreite der Vorderextremitäten verhält sich entgegengesetzt. Zusammenfassend kann gesagt werden:

Laterale Körperundulationen im Sinne einer Verkürzung des Glenoid-Acetabulum-Abstandes spielen bei der Lokomotion dieser Mauereidechse vermutlich keine Rolle, wohl aber die nachweislich ausgeführten, lateralen Undulationen des Schwanzes.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Schwanzlurchen:

Von den Salamandern und T. alpestris unterscheidet sich die Eidechse durch ihre äußerst schwachen bzw. fehlenden lateralen Körperundulationen. Dagegen stimmt sie in diesem Merkmal mit T. cristatus überein. Und wie bei T. cristatus und auch T. alpestris ist zu vermuten, daß die Lokomotion mit Hilfe von Schwanzbewegungen effektiver gestaltet wird. Laterale Undulationen des Schwanzes finden ja unbestritten statt. Man darf außerdem nicht außer Acht lassen, daß es sich um eine Mauereidechse mit einer beobachteten Befähigung zu vermuteten Sprüngen handelte. Vermutlich ist hier ein relativ starrer Rumpf eher von Vorteil als ein undulierender.

2.2.5.1.5. Änderungen des Verhältnisses Stride/scheinbare Rumpflänge: (Abb. 23)

Vorbemerkung:

In dem Verhältnis Stride/Rumpflänge drückt sich in gewissem Sinne eine relative lokomotorische Leistungsfähigkeit bzw. Aktivität des fährtenenerzeugenden Tieres aus. Deshalb soll hier vornehmlich überprüft werden, inwieweit sich dieses Verhältnis mit der Intensität der lateralen Körperundulationen ändert.

Salamandra atra:

Generell ändert sich das Verhältnis von Stride/scheinbare Rumpflänge infolge verschiedener Art und Beschaffenheit des Untergrundes in seinen Tendenzen gleichsinnig mit der Intensität der lateralen Körperundulationen. Man kann also aus diesem Verhältnis ebenfalls auf die Intensität der lateralen Körperundulation schließen.

Salamandra salamandra:

Bei starken lateralen Körperundulationen ist das Verhältnis Stride/scheinbare Rumpflänge relativ groß, bei schwachen nimmt es generell ab. In bestimmten Fällen, etwa bei trockenem Sand, vor allem aber unter Wasserbedeckung sind die Tendenzen genau entgegengesetzt. Man kann hier also nicht aus einem großen Verhältnis von Stride/scheinbare Rumpflänge auf intensive laterale Körperundulationen schließen.

Triturus cristatus:

Bei Triturus cristatus ändern sich die Intensität der lateralen Körperundulationen und das Verhältnis Stride/scheinbare Rumpflänge nur noch bei geneigter Fläche merklich gleichsinnig: aus relativ stärkerer Undulation resultiert ein relativ größeres Verhältnis Stride/Rumpflänge. In den übrigen Fällen sind die Beziehungen entweder indifferent oder genau entgegengesetzt gerichtet, d.h. trotz schwacher bzw. fehlender Undulationen kann das Verhältnis von Stride/scheinbare Rumpflänge relativ groß sein.

Triturus alpestris:

Starke laterale Körperundulationen beeinflussen das Verhältnis nur schwach in Richtung auf größere Werte hin. Dagegen kann das Verhältnis Stride/scheinbare Rumpflänge gerade dort sehr groß sein, wo kaum laterale Undulationen festzustellen sind. Auch in diesem Falle kann man also aus einem großen Verhältnis von Stride/Rumpflänge nicht auf intensive laterale Körperundulationen schließen.

Lacerta sp.:

Eine relative Abnahme der Undulationsintensität kann zu einer Zunahme des Verhältnis Stride/scheinbare Rumpflänge führen. Deshalb gilt auch hier das bei den beiden Molchen Gesagte.

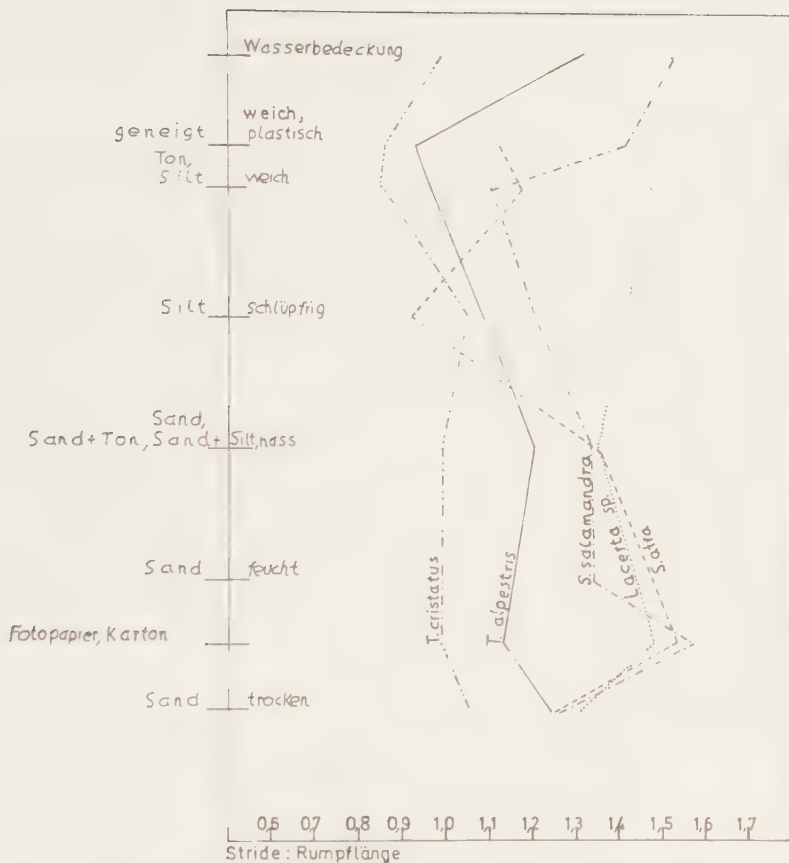


Abb. 23:

Änderungen der Verhältnisse von Stride/scheinbare Rumpflänge in Abhängigkeit vom Untergrund.

2.2.5.1.6. Änderungen der Schrittwinkel der Hinterextremitäten:

(Abb. 24)

Vorbemerkungen:

Es soll vor allem geprüft werden, in welchen Beziehungen die Schrittwinkel mit der Intensität der lateralen Körperundulation stehen und wie sich damit die Stridelängen und Gangbreiten ändern.

Salamandra atra:

Mit Ausnahme der auf geneigtem Untergrund erzeugten Fährte ändern sich die Schrittwinkel gleichsinnig mit der Intensität der lateralen Körperundulationen, in gleichem Sinne ändern sich auch die durchschnittlichen Stridelängen. Die Gangbreiten verhalten sich gerade umgekehrt dazu, d.h. es besteht ein Zusammenhang zwischen großen Schrittwinkeln und kleineren Gangbreiten wie umgekehrt. Allerdings ändern sich die Schrittwinkel sehr viel stärker als die Gangbreiten. Somit sind die Gangbreiten in erster Linie von den Extremitätenlängen abhängig und werden nur sekundär durch unterschiedlich starke laterale Körperundulationen, die zu veränderten Schrittwinkel führen, beeinflusst. Insgesamt zeichnet sich ab, daß S. atra eine Steigerung seiner lokomotorischen Effektivität durch intensive laterale Körperundulationen erzielt. Dafür wird allerdings auch relativ fester Untergrund benötigt, da stärkere Undulationen auf weichem Untergrund zwar zu größeren Schrittwinkeln, aber nicht zu deutlich größeren Stridelängen führen.

Salamandra salamandra:

Mit Ausnahme der auf lockerem, trockenem Sand und unter Wasserbedeckung erzeugten Fährten äußern sich allgemein schwächere Undulationen in kleineren Schrittwinkeln und stärkere Undulationen in größeren Schrittwinkeln. Auf trockenem Sand wird trotz starker Undulationen ein durchschnittlich kleiner und unter Wasserbedeckung trotz schwacher Undulation ein größerer Schrittwinkel erzielt. Die Schrittwinkel ändern sich sehr viel stärker als die Gangbreiten. So macht sich etwa ein durchschnittlich sehr kleiner Schrittwinkel auf weichem Silt bzw. Ton in nur geringfügig größeren, durchschnittlichen Gangbreiten bemerkbar. Die durchschnittlichen Stridelängen ändern sich in ihren Tendenzen im gleichen Sinne wie die Schrittwinkel. D.h. also aus großen Schrittwinkeln resultieren große Stridelängen. Beruht dies auf starken Undulationen, wird dafür fester bzw. relativ fester Untergrund vorausgesetzt. Auf nachgebendem Untergrund, wie etwa lockerer Sand, können trotz intensiver Undulationen keine großen Schrittwinkel und Stridelängen erzielt werden. Unter Wasserbedeckung führte die hochbeinige Gangart zu größeren Schrittwinkeln und Stridelängen.

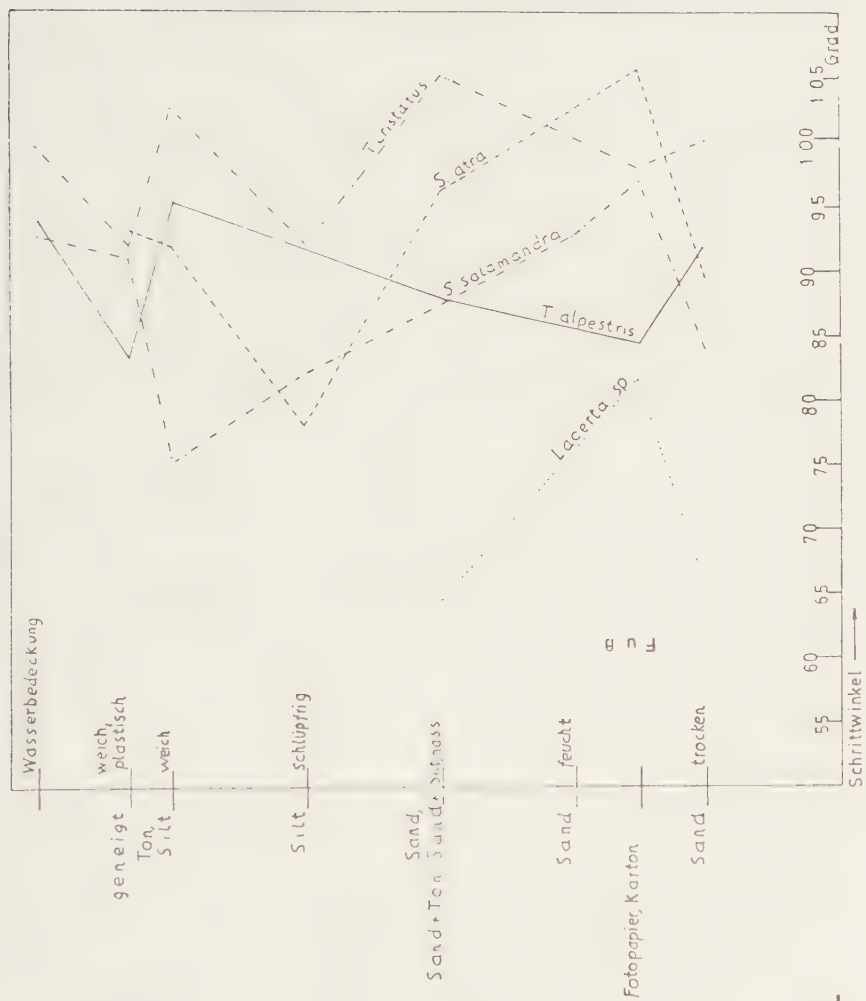


Abb. 24:
 Änderungen der Schrittwinkel
 der Hinterextromitäten in Ab-
 hängigkeit vom Untergrund.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit Salamandra atra:

Wie Salamandra atra so erreicht auch S. salamandra auf festem Untergrund infolge intensiver Körperundulationen die durchschnittlich höchsten Schrittwinkel. Allerdings erreicht S. salamandra nicht die sehr hohen Schrittwinkel von S. atra. Bei beiden Salamandern reduzieren sich die Schrittwinkel auf nachgebendem Substrat als eine Folge nachlassender Körperundulationen. Bei stärkerer Undulation auf mehr oder weniger weichem Untergrund vergrößern sich zwar die durchschnittlichen Schrittwinkel, es können aber nicht die Werte erreicht werden, wie sie auf festem Untergrund möglich sind. Durch die beobachtete hochbeinige Gangart kann S. salamandra seine durchschnittlichen Schrittwinkel auch bei geringerer lateraler Körperundulation erhöhen. Auf trockenem, lockerem Sand ist die Intensität der lateralen Körperundulationen bei S. salamandra gegenüber S. atra wesentlich höher, dennoch erreicht S. atra einen durchschnittlich höheren Schrittwinkel. Der theoretische Schrittwinkel von S. atra liegt um ca. 6,5 Grad niedriger als der von S. salamandra, und dennoch erreicht S. atra bei stärkeren Undulationen auf festem Untergrund einen weit höheren Schrittwinkel als S. salamandra mit schwächeren Undulationen. Das beweist klar, daß die Größe der Schrittwinkel nur teilweise von der Intensität der Körperundulationen abhängt.

Triturus cristatus:

Die theoretischen Schrittwinkel von Triturus cristatus liegen zwischen knapp 95 und 101 Grad, die durchschnittlich erreichten ungefähr zwischen 91 und 105 Grad. Die Größe der Schrittwinkel hängt ganz offensichtlich kaum von der Intensität der lateralen Körperundulationen ab. Der größte durchschnittliche Schrittwinkel wird gerade dort erreicht, wo das Verhältnis reale Rumpflänge/scheinbare Rumpflänge ungefähr den Wert 1,0 annimmt. Es können sogar dann noch durchschnittlich große Schrittwinkel vorkommen, wenn dieser Wert unter 1,0 absinkt. Schrittwinkel und Stride stehen nicht in einer eindeutigen Beziehung derart, daß aus sehr großen Schrittwinkeln überdurchschnittlich große Stridelängen resultieren müssen. Dies ist nur auf sehr weichem Untergrund dann der Fall, wenn Schwanzbewegungen die Lokomotion unterstützen. Die Schrittwinkel können die Gangbreiten der Hinterextremitäten schwach beeinflussen: deutlich kleine Schrittwinkel können sich in einer

Tendenz zu größeren Gangbreiten bemerkbar machen. Auf trockenem, lockerem Sand und unter Wasserbedeckung liegen die Verhältnisse jedoch gerade umgekehrt.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den beiden Salamandern:

Im Durchschnitt gesehen sind die Schrittwinkel von T. cristatus größer als die der Salamander. Die Schwankungen aufgrund unterschiedlicher Art und Beschaffenheit des Untergrundes sind bei weitem nicht so stark wie bei S. atra und S. salamandra. Teilweise zeigen die Schrittwinkel gegenüber den Salamandern entgegengerichtete Tendenzen, so z.B. auf trockenem, lockerem Sand und auf nassem Untergrund. Darin zeigt sich, daß T. cristatus sich besser an mehr oder weniger stark nachgebenden Untergrund anpassen kann als die beiden Salamander.

Triturus alpestris:

Der theoretische Schrittwinkel von T. alpestris liegt bei knapp 97 Grad, erreicht wird dieser Wert durchschnittlich nicht. Die Schrittwinkel und die Intensität der lateralen Körperundulationen zeigen beinahe entgegengesetzte Tendenzen. Starke Undulationen auf nassem Untergrund stehen mit relativ kleinen Schrittwinkeln und schwachen Undulationen auf trockenem Sand, weichem Ton bzw. Silt, sowie unter Wasserbedeckung mit relativ großen Schrittwinkeln in Verbindung. Auf trockenem Sand und unter Wasserbedeckung stehen relativ große Schrittwinkel mit relativ großen Stridelängen in einer direkten Beziehung, nicht aber auf weichem Ton bzw. Silt. Andererseits können aus deutlich kleineren Schrittwinkeln auch stark reduzierte Stridelängen resultieren, wie dies bei geneigtem Untergrund der Fall ist. Durch eine nur schwache Zunahme der Schrittwinkel wird der Stride kaum beeinflusst. Außer auf trockenem Sand und unter Wasserbedeckung stehen Schrittwinkel und Gangbreite in der Beziehung, daß mit generell zunehmendem Schrittwinkel die Gangbreite abnimmt. Bei trockenem Sand reagiert die Gangbreite nicht auf den relativ großen Schrittwinkel, und unter Wasserbedeckung nimmt die Gangbreite mit dem Schrittwinkel zu.

Unterschied und Übereinstimmungen mit den Salamandern und mit T. cristatus:

Von den Salamandern unterscheidet sich T. alpestris eindeutig dadurch, daß seine Schrittwinkel auf festem Untergrund keine zunehmende, sondern rückläufige Tendenz zeigen. Darin stimmt er

jedoch mit T. cristatus Überein. Und wie bei T. cristatus, aber im Gegensatz zu den Salamandern resultieren aus stärkeren lateralen Körperundulationen keine größeren Schrittwinkel.

Lacerta sp.:

Der theoretische Schrittwinkel von Lacerta sp. 1 liegt bei 97 Grad, in keiner der vorliegenden Fährten wird dieser Schrittwinkel durchschnittlich erreicht. Der durchschnittlich größte Schrittwinkel wurde auf festem Untergrund bei sehr schwachen bzw. fehlenden lateralen Körperundulationen (im Sinne einer Verkürzung des Glenoid-Acetabulum-Abstandes) erzielt. Die großen Schrittwinkel stehen in direkter Beziehung mit großen Stridelängen. Eine Reduzierung der Schrittwinkel geht mit einer Reduzierung der Stridelängen einher. Die Gangbreiten der Hinterextremitäten verhalten sich umgekehrt wie die Schrittwinkel, d.h. deutlich größere Schrittwinkel können mit einer eindeutigen Tendenz zu schmalere Gangbreiten parallelisiert werden.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Schwanzlurchen:

Mit der deutlichen Tendenz zu großen Schrittwinkeln auf festem Untergrund stimmt Lacerta sp. 1 mit den beiden Salamandern überein. Sie benötigt für eine effektive Lokomotion wie die Salamander festen, nicht nachgebenden Untergrund. Im Gegensatz zu den beiden Salamandern und in Übereinstimmung mit T. cristatus und alpestris resultieren die großen Schrittwinkel nicht aus lateralen Körperundulationen im Sinne einer Verkürzung des Glenoid-Acetabulum-Abstandes, sondern vermutlich aus intensiven lateralen Undulationen des Schwanzes in Verbindung mit einem aktiven Andrücken des an die Unterlage.

Änderungen der Schrittwinkel der Vorderextremitäten: (Abb. 25)

Salamander atra:

Die Schrittwinkel der Vorderextremitäten sind im Durchschnitt kleiner als die der Hinterextremitäten, und ihre Änderungen in Abhängigkeit von Art und Beschaffenheit des Untergrundes sind teilweise den Hinterextremitäten entgegengesetzt. Nehmen etwa die Schrittwinkel der Hinterextremitäten auf schlüpfrigem Silt sehr stark ab, so zeigen die Schrittwinkel der Vorderextremitäten leicht zunehmende Tendenz. Auf weichem Ton bzw. Silt zeigen die Schrittwinkel der Hinterextremitäten zunehmende, die der Vorder-



Abb. 25:
Änderungen der Schrittswinkel der Vorderextremitäten in Abhängigkeit vom Untergrund.

extremitäten dagegen abnehmende Tendenz. Und entsprechend dazu verhalten sich auch die Gangbreiten der Vorderextremitäten umgekehrt zu den Gangbreiten der Hinterextremitäten. Da dieses Phänomen nur auf schlüpfrigem und weichem Untergrund, also auf einem für S. atra vermutlich sehr schwierigen Untergrund zu beobachten ist, so ist anzunehmen, daß diese entgegengerichteten Änderungen der Schrittwinkel bzw. der Gangbreiten von Hinter- und Vorderextremitäten der Aufrechterhaltung der Körperstabilität während der Lokomotion dienen sollen.

Salamandra salamandra:

Die Schrittwinkel der Vorderextremitäten sind durchschnittlich etwas kleiner als die der Hinterextremitäten. Nur auf schlüpfrigem Silt sind die Änderungen der Schrittwinkel der Vorderextremitäten denen der Hinterextremitäten deutlich entgegengesetzt gerichtet. Und unter Wasserbedeckung nehmen die Schrittwinkel der beiden Extremitätenpaare unterschiedlich stark zu. Mit Ausnahme der Verhältnisse auf trockenem Sand können kleineren Schrittwinkeln größere Gangbreiten und umgekehrt größeren Schrittwinkeln kleinere Gangbreiten zugeordnet werden. Sehr deutlich sind diese Änderungen von Schrittwinkel und Gangbreite auf schlüpfrigem Untergrund zu erkennen.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit S. atra:

S. salamandra reagiert nicht so stark auf schwierigeren Untergrund, denn nur auf schlüpfrigem Silt sind die Änderungen der Schrittwinkel von Hinter- und Vorderextremitäten einander entgegengesetzt gerichtet. Und im Gegensatz zu S. atra resultieren daraus keine entgegengerichteten Änderungen der Gangbreiten von Vorder- und Hinterextremitäten. Allerdings wird der gleiche Effekt, nämlich größere Gangbreite der Hinter- und kleinere Gangbreite der Vorderextremitäten, erzielt, da die Gangbreite der Vorderextremitäten unvergleichbar stärker abnimmt als die der Hinterextremitäten.

Triturus cristatus:

Die Schrittwinkel der Vorderextremitäten sind durchschnittlich kleiner als die der Hinterextremitäten. Die Änderungen der Schrittwinkel von Vorder- und Hinterextremitäten in Abhängigkeit von Art und Beschaffenheit der Unterlage sind prinzipiell einander gleichgerichtet, nur ändern sich die Schrittwinkel der Vorderextremitäten

teilweise sehr viel stärker. Dies wird besonders auf festem Untergrund deutlich, wo der durchschnittliche Schrittwinkel der Vorderextremitäten sehr klein ist. Mit Ausnahme der unter Wasserbedeckung erzeugten Fährte ändern sich Schrittwinkel und Gangbreite einander entgegengesetzt, d.h. kleinen Schrittwinkeln können relativ größere und großen Schrittwinkeln relativ kleinere Gangbreiten zugeordnet werden.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den beiden Salamandern:

Die Schrittwinkel der Vorderextremitäten von T. cristatus ändern sich - mit Ausnahme der unter Wasserbedeckung erzeugten Fährte - genau umgekehrt zu den beiden Salamandern. Im Gegensatz zu den beiden Salamandern sind auch auf schlüpfrigem und weichem Untergrund die Änderungen der Schrittwinkel bei Vorder- und Hinterextremitäten einander gleichgerichtet.

Triturus alpestris:

Im Durchschnitt sind die Schrittwinkel der Vorderextremitäten etwas kleiner als die der Hinterextremitäten. Auf trockenem Sand und unter Wasserbedeckung erzielen die Vorderextremitäten jedoch durchschnittlich größere Schrittwinkel als die Hinterextremitäten. Somit sind die Änderungen der Schrittwinkel in Abhängigkeit vom Untergrund bei den Vorderextremitäten deutlich stärker als bei den Hinterextremitäten. Im großen und ganzen ändern sich die Schrittwinkel der beiden Extremitätenpaare einander parallel, nur auf weichem Ton bzw. Silt sind die Änderungen einander entgegen gerichtet. Die starken Änderungen der Schrittwinkel beeinflussen die Gangbreiten der Vorderextremitäten kaum. Lediglich auf trockenem Sand entspricht einem großen Schrittwinkel eine relativ kleinere Gangbreite. Unter Wasserbedeckung ändern sich Schrittwinkel und Gangbreite in gleicher Richtung, letztere allerdings nur ausserst schwach.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den beiden Salamandern und mit T. cristatus:

Wie bei T. cristatus und im Gegensatz zu den beiden Salamandern zeigt der Schrittwinkel auf festem Untergrund eine deutlich abnehmende und auf nassem Untergrund eine zunehmende Tendenz. Anders als bei T. cristatus sind auf weichem Ton bzw. Silt die Änderungen der Schrittwinkel von Vorder- und Hinterextremitäten einander entgegen gerichtet. In diesem Merkmal stimmt er mit S. atra überein.

Sowohl von Triturus cristatus als auch von den beiden Salamandern unterscheidet er sich dadurch, daß auf trockenem Sand und unter Wasserbedeckung die Schrittwinkel der Vorderextremitäten durchschnittlich größer als die der Hinterextremitäten sind.

Lacerta sp. 1:

Die Schrittwinkel der Vorderextremitäten sind sehr viel größer als die der Hinterextremitäten. Der durchschnittlich absolut größte Schrittwinkel wird auf festem Untergrund erzielt. Anders als die Hinterextremitäten zeigen die Vorderextremitäten auf weichem Untergrund eine deutlich abnehmende Tendenz der Schrittwinkel. Die sehr großen Schrittwinkel auf festem Untergrund beeinflussen die Gangbreite kaum, wohl aber kann auf nassem Untergrund einem immer noch großen Schrittwinkel eine deutlich kleinere Gangbreite gegenüber gestellt werden. Die deutliche Abnahme der Schrittwinkel auf weichem Untergrund kann mit einer deutlichen Zunahme der Gangbreite parallelisiert werden.

Unterschiede und Übereinstimmungen mit den Schwanzlurchen:

Von den Salamandern unterscheidet sich die Eidechse insofern, als daß die Schrittwinkel ihrer Vorderextremitäten sehr viel größer sind als die der Hinterextremitäten. In erster Linie dürfte dies auf den erheblich größeren Längenunterschied zwischen Vorder- und Hinterextremitäten zurückzuführen sein. Wie bei den beiden Salamandern wird auf festem Untergrund ein großer und auf weichem Untergrund ein kleinerer Schrittwinkel erzielt.

2.2.5.2. Vermutete Wechselbeziehungen zwischen Lebensraum und lokomotorischem Verhalten

Im Rückblick auf die festgestellten Änderungen der verschiedenen Fahrtengrößen in Abhängigkeit von der jeweiligen Art und Beschaffenheit sind gewisse zusammenfassende Aussagen über den Lebensraum und die Anpassungsfähigkeit an veränderte Bedingungen möglich. Von allen einheimischen Schwanzlurchen scheint S. atra am stärksten an einen Lebensraum gebunden zu sein, der einen festen, nicht nachgebenden Untergrund bietet. Denn S. atra erreicht eine lokomotorische Leistungssteigerung wahrscheinlich ausschließlich mit Hilfe intensiver lateraler Körperundulationen, die nur auf festem Untergrund in deutlich größeren Stridelängen resultieren. Auf für S. atra schwierigerem Untergrund lassen die Körperundulationen entweder stark nach, oder falls stärkere Undulationen angewendet werden, bleiben sie weitgehend wirkungslos im Sinne einer Verlängerung des Strides. Damit zeigt S. atra eine sehr geringe Anpassungsfähigkeit an veränderte äußere Bedingungen.

Auch Salamandra salamandra kann eine lokomotorische Leistungssteigerung mit Hilfe lateraler Körperundulationen nur auf relativ festem Untergrund erzielen. Auf nachgebendem Untergrund führen die lateralen Körperundulationen, die meist mehr oder weniger intensiv praktiziert werden, kaum zu einer erkennbaren Vergrößerung des Strides. Im Gegensatz zu S. atra verfügt S. salamandra mit seiner Befähigung zur hochbeinigen Gangart über eine Möglichkeit, seinen Stride auch bei schwächeren lateralen Körperundulationen ganz erheblich zu vergrößern. Mit dieser lokomotorischen Spezialisierung kommt er auch in einem Lebensraum zurecht, der nicht nur festen Untergrund bietet. Seine Anpassungsfähigkeit an veränderte äußere Bedingungen ist damit erheblich größer als die von S. atra, was sich in den Experimenten sehr deutlich zeigte.

Für Triturus cristatus und T. alpestris spielen laterale Körperundulationen während der Lokomotion nur eine untergeordnete Rolle. T. alpestris kann zwar verschiedentlich intensive laterale Körperundulationen ausführen, erreicht damit aber keine merkliche

Vergrößerung des Stride. Beide Molche können gerade bei fehlenden bzw. kaum nachweisbaren Körperundulationen auf weichem, mehr oder weniger stark nachgebendem Untergrund eine beachtliche lokomotorische Leistungssteigerung erreichen. Diese Leistungssteigerung beruht wahrscheinlich auf einer Unterstützung der Lokomotion durch (wellenförmige) Schwanzbewegungen. Die kiel-förmige Gestalt des Schwanzes dürfte dabei sicherlich von Vorteil sein.

Eine Überprüfung der wenigen Fährten von T. vulgaris und T. helveticus ergab ebenfalls eine ausgesprochen geringe Neigung zu lateralen Körperundulationen. Allerdings führt bei T. helveticus eine nur unbedeutende Verstärkung der lateralen Körperundulationen auf festem Untergrund bereits zu einer beträchtlichen Vergrößerung des Strides. Insgesamt kommen die Molche mit sehr weichem, nachgebendem Untergrund hervorragend zurecht. Was die Lokomotion auf festem Untergrund angeht, so scheint T. cristatus dadurch stark beeinträchtigt zu werden; T. alpestris wird zwar nicht allzu negativ beeinflusst, vermag andererseits aber seine Leistung auf festem Untergrund auch nicht sichtbar zu steigern; T. vulgaris kann seinen Stride auf festem Untergrund geringfügig und T. helveticus ganz erheblich zu steigern.

Die Eidechse benötigt für eine effektive Lokomotion offensichtlich festen Untergrund. Dabei ist sehr interessant, daß laterale Körperundulationen im Sinne einer Verkürzung des Glenoid-Acetabulum-Abstandes für die Lokomotion ohne große Bedeutung zu sein scheinen. Ähnlich wie bei den Molchen könnte eine Leistungssteigerung mit Hilfe des Schwanzes erreicht werden. Diese Vermutung wird durch NAUCK (1924) gestützt, der eine Unterstützung der Lokomotion durch den Schwanz für möglich hält. Für das beachtliche Sprungvermögen dieser Mauereidechse dürfte ein aktives Anpressen des Schwanzes an die Unterlage nicht ohne Bedeutung sein. Mit veränderten äußeren Bedingungen kam diese Eidechse nur schlecht zurecht.

2.2.5.3. Möglichkeiten einer Prognostizierung von Fährtenmaßen aus den Skelettmaßen

Vorbemerkungen:

Tabelle 11 zeigt eine Zusammenfassung aller aus den Skelettmaßen prognostizierter Fährtenmaße. Die Angaben für Stride, Pace, Gangbreite und Schrittwinkel beziehen sich auf die Hinterextremitäten. Bei den Urodelen unterscheiden sich die Prognosen für die Pacewerte der Vorderextremitäten nur wenig von denen der Hinterextremitäten (entsprechend den geringen Längenunterschieden). Prognosen über Gangbreite und Schrittwinkel der Vorderextremitäten sind entweder nur beschränkt oder gar nicht möglich.

Bei den Lacertilia weichen die Prognosen für die Pacewerte der Vorderextremitäten stärker von den entsprechenden Angaben der Hinterextremitäten ab, da der Längenunterschied zwischen Vorder- und Hinterextremitäten erheblich ist. Grundsätzlich sind Prognosen für die Vorderextremitäten nur hinsichtlich der Pacewerte bedingt möglich; Prognosen über Gangbreite und Schrittwinkel sind dagegen nicht möglich; selbst der Abstand Hand-Fuß kann bei den Mauereidechsen nicht prognostiziert werden.

Der Tabelle 11 sind außerdem Angaben über den coupling value beige-fügt.

Für eine Überprüfung der Prognosen erscheint es geeignet, ihre Abweichungen von den aus mehreren Fährten errechneten Gesamtdurchschnitten der jeweiligen Art in Prozenten auszudrücken (Tab. 12). Bei den Urodelen weichen die Prognosen für den Stride im Durchschnitt um 7,58 % nach unten oder oben von den Fährtenwerten ab. Die geringste Abweichung zeigt T. cristatus (Durchschnitt aus den Prognosen und Fährtenwerten aller drei Individuen) die stärkste T. alpestris, die mit 18,8 % jedoch immer noch ein erträgliches Maß annimmt. Die grössere Mauereidechse weicht in ihrem prognostizierten Stride um über 40 % von dem Fährtenwert ab. Dies ist ein eindeutiges Zeichen dafür, wie wenig der Untergrund den Bedürfnissen des Tieres entspricht.

Lacerta agilis zeigt eine sehr geringe Abweichung zwischen Prognose und Fährtenwert. Im Gegensatz zu den Mauereidechsen scheint sie mit nachgebendem Substrat besser vertraut zu sein.

Die Prognose des Pace der Hinterextremitäten weicht im Durchschnitt aller Versuchstiere nur um ca. 7,0 % von den Fährtenwerten ab; die größte Abweichung zeigt dabei Lacerta agilis mit 14,9 %.

Die Prognosen für den Pace der Vorderextremitäten (vgl. Text) zeigen mit 12,37 im Durchschnitt aller Versuchstiere eine stärkere Abweichung. Wobei die Prognose bei S. salamandra mit 28,9%-Abweichung am wenigsten genau war.

Die Prognosen für die Hand-Fuß-Abstände weichen im Durchschnitt um 18,44 % von den Fährtenwerten ab. Die stärksten Abweichungen zeigen dabei S. salamandra (36,3 %) und T. vulgaris (35,8 %).

Die Gangbreiten der Hinterextremitäten weichen in ihren Prognosen im Durchschnitt aller acht Versuchstiere um 11,6 % von den Fährtenwerten ab, wobei S. salamandra (20,3 %), Lacerta sp. (20,1 %) und Lacerta agilis (19,1 %) die größten Abweichungen zeigen.

Die scheinbaren Rumpflängen sind im Durchschnitt stets kleiner als die realen Rumpflängen, wobei die größte Abweichung wiederum S. salamandra mit -20,2 % zeigt.

Die Schrittwinkel der Hinterextremitäten lassen sich bei den Urodelen recht genau vorhersagen; die Prognosen weichen im Durchschnitt nur um 6,0 % von den Fährtenwerten ab. Auch bei Lacerta agilis ist die Abweichung mit 11,5 % noch erträglich, die größere Mauereidechse zeigt dagegen mit 42,8 % eine beachtliche Differenz zwischen Prognose und Fährtenwert, was unmittelbar mit dem stark reduzierten Stride zusammenhängt.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Zumindest die wichtigsten Fährtengrößen Stride, Pace, Gangbreite und Schrittwinkel der Hinterextremitäten lassen sich bei den Urodelen recht genau aus den Körpermaßen vorhersagen. Prinzipiell gilt dies auch für den Pace der Vorderextremitäten und die Hand-Fuß-Abstände, nur sind hier in Einzelfällen etwas größere Abweichungen möglich. Bei den Eidechsen liegen die Verhältnisse etwas schwieriger. Hier kann der reale Stride infolge ungünstigen Untergrundes ganz erheblich von dem prognostizierten Wert abweichen, während der Pace mehr oder weniger zutreffend vorhergesagt werden kann. Bei den übrigen Größen sind ebenfalls stärkere untergrundbedingte Abweichungen möglich.

Die scheinbaren Rumpflängen, die ja direkt an den Fährten ermittelt werden, treffen im großen und ganzen recht genau zu. Größere Abweichungen nach unten - bis 20 % bei S. salamandra - sind auf die lateralen Körperundulationen zurückzuführen.

Die hinreichend genaue Übereinstimmung von Prognosen und Gesamtdurchschnittswerten der wichtigsten Fährtengrößen beweist, daß die Beziehungen zwischen Körper- und Fährtenproportionen richtig erkannt worden sind.

Theoretische Fährtenmaße in mm	Stride	Pace	Gang- breite	Abstand Hand-Fuß	Schritt- winkel	Stride: Rumpf- länge	Coupling value
<i>S. atra</i>	43,2- 46,0	30,5	20,0	12,5	98,3	1,20- 1,27:1	0,80
<i>S. sala.</i>	49,8- 53,0	35,2	21,5	17,5	104,8	1,10- 1,17:1	0,89
<i>T. crist. 1</i>	42,3- 45,0	29,9	19,0	22,0	101,15	0,91- 0,97:1	1,09
<i>T. crist. 2</i>	41,3- 44,0	29,2	19,0	20,5	99,0	0,98- 1,04:1	0,97
<i>T. crist. 3</i>	37,6- 40,0	26,6	18,0	20,5	94,82	0,94- 1,00:1	1,01
<i>T. alpestr.</i>	31,9- 34,0	22,6	15,0	10,5	96,87	1,13- 1,21:1	0,83
<i>T. vulgaris</i>	32,0- 34,0	22,6	15,5	6,0	94,0	1,33- 1,41:1	0,72
<i>T. helvet.</i>	22,6- 24,0	16,0	11,0	4,0	91,0	1,41- 1,50:1	0,65
<i>Lacerta</i> <i>sp. 1</i>	68,8- 73,0	48,65	32,00	?	97,22	1,81- 1,92	0,63
<i>Lacerta</i> <i>sp. 2</i>	60,1- 64,0	42,5	27,0	?	101,24	2,14- 2,28:1	0,52
<i>Lacerta</i> <i>agilis</i>	61,2- 65,0	43,2	30,0	15,0	95,0	1,22- 1,30:1	0,85

Tab. 11:
Zusammenfassung einiger aus den Körpermaßen prognostizierter Fährtendaten.

Spezies:		<i>S. atra</i>	<i>S. salaman- dra</i>	<i>T. crista- tus</i>	<i>T. alpes- tris</i>	<i>T. vulga- ris</i>
Stride	in %	6,0-13,4	3,9-10,4	0,39	11,1-18,8	0,6-5,5
Fuß		4,2	3,7	5,0	12,6	3,6
Pace	in %		28,9	14,1	7,3	3,4
Hand			36,3	5,1	0,38	15,8
Abstand Hand-Fuß	in %	12,6	20,3	9,9	5,4	6,8
Fuß		7,3				
Gangbreite	in %		--	--	--	--
Hand		--	--	--	--	--
Rumpflänge	in %	-15,2	-26,2	-1,6	-11,3	-0,4
Fuß						
Schrittinkel	in %	4,3	0,9-17,7	3,5	9,7	1,1
Hand		--	--	--	--	--
Spezies:		<i>T. helveti- cus</i>	<i>Lacerta</i> sp.	<i>L. agilis</i>	Tabelle 12: Abweichungen zwi- schen den prognos- tizierten Fährten- daten und den Ges- amtdurchschnitts- werten in %.	
Stride	in %	5,4	32,75-40,43	6,7-0,6		
Fuß		3,2	4,6	14,9		
Pace	in %					
Hand						
Abstand Hand-Fuß	in %	0,2	17,0	21,9		
Fuß		19,5	--	20,4		
Gangbreite	in %	4,4	2,1	19,1		
Hand		--	--	--		
Rumpflänge	in %	-6,0	-1,5	-3,8		
Fuß						
Schrittinkel	in %	5,2	42,86	11,5		
Hand		--	--	--		

2.2.5.4. Möglichkeiten einer Prognostizierung von Skelettmaßen aus den Fährten

Vorbemerkungen:

Tabelle 13 zeigt die Abweichungen aller prognostizierter (= scheinbarer) Skelettmaße von den realen Skelettmaßen in Prozenten.

Die Gesamtlängen der Hinterextremitäten lassen sich im Durchschnitt aller Versuchstiere bis auf 94,31 % genau aus den Fährten vorhersagen, wobei Lacerta agilis mit 13,8 % die größte Abweichung zeigt.

Die Femurlängen lassen sich im Durchschnitt mit 91,2%-iger Sicherheit prognostizieren. Die größte Abweichung vom realen Wert zeigt I. alpestris mit 20 %.

Die Unterschenkellänge läßt sich im Durchschnitt nur bis 83,8 % genau festlegen. Die Abweichungen schwanken dabei zwischen 0% bei I. helveticus und 36,3 % bei S. salamandra.

Die Gesamtlängen der Vorderextremitäten lassen sich im Durchschnitt mit 91,3%-iger Sicherheit prognostizieren. Die größte Abweichung tritt wiederum bei Lacerta agilis mit 21,1 % auf.

Die Humeruslängen lassen sich insgesamt nur bis auf 85,6 % genau vorhersagen, wobei die größten Abweichungen bei I. helveticus (34,0 %), Lacerta sp. (23,45 %) und Lacerta agilis (20,37 %) liegen.

Die Unterarmmlängen konnten überhaupt nur in drei Fällen bestimmt werden, wobei die Sicherheit im Durchschnitt bei knapp 90 % liegt.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Die Gesamtlängen der Vorder- und Hinterextremitäten lassen sich im Durchschnitt mit über 90%-iger Sicherheit prognostizieren. Bei Unterschenkel und Unterarm nimmt die Sicherheit der Prognose im Durchschnitt stark ab, ist aber mit mindestens 83 % immer noch beachtlich hoch.

Es muß jedoch noch einmal nachdrücklich darauf verwiesen werden, daß diese Berechnungsgrundlagen nur für Fährtenenerzeuger mit horizontal schwingenden Femora und Humeri gilt und bei denen zusätzlich die Extremitätenabschnitte im Verhältnis 1:1:1 stehen oder bei denen der proximale Abschnitt allein 1/3 und die beiden distalen Abschnitte zusammen 2/3 der Extremitätenlänge ausmachen. Eine Anwendung dieses Berechnungsschema auf fossile Fährten liefert letzten Endes nur hypothetische Ergebnisse.

Anmerkung: Der coupling value - Verhältnis Rumpflänge/Summe der Extremitätenlängen - läßt sich aus den Fährten mit einer durchschnittlichen Sicherheit von ca. 90 % bestimmen. Das ist besonders bei fossilen Fährten von Wichtigkeit.

Spezies:	<u>S. atra</u>	<u>S. salamandra</u>	<u>T. cristatus</u>	<u>T. alpestris</u>	<u>T. vulgaris</u>
Hinterextremität Gesamtlängen	0,26	8,79	4,80	3,6	4,23
Femurlängen	0,70	10,25	0,32	20,0	0,40
Tib./Fib.-Längen	36,30	14,28	--	17,6	1,7
Vorderextremität Gesamtlängen:	5,9- 10,9	--	15,40	6,0	3,4
Humeruslängen	12,2	--	3,30	6,0	1,2
Rad./Ulna-Längen	7,6	--	--	4,1	--
Spezies	<u>T. hel-</u> <u>veticus</u>	<u>Lacerta sp.</u>	<u>Lacerta agilis</u>		
Hinterextremität Gesamtlängen	3,7	6,38	13,80		
Femurlängen	16,6	14,39	7,80		
Tib./Fib.-Längen	0,0	28,00	15,50		
Vorderextremität Gesamtlängen	0,0	6,38	21,11		
Humeruslängen	34,0	23,45	20,37		
Rad./Ulna-Längen	--	19,57	--		

Tab. 13:
Abweichungen zwischen den scheinbaren und realen Skelett-
maßen in %.

2.2.6. Beurteilung der lokomotorischen Leistungsfähigkeit und Aktivität anhand der Fährten und nach Körpermerkmalen

Aufbauend auf den Körpermessungen und den quantitativ, statistischen Untersuchungen der Fährten soll versucht werden, zu einer Beurteilung der relativen lokomotorischen Leistungsfähigkeit und damit zu einer Beurteilung der Aktivität der fährtenerzeugenden Tiere zu gelangen. Die lokomotorische Leistungsfähigkeit bzw. die Aktivität eines Tieres drückt sich wohl in erster Linie im Energieaufwand und in der Geschwindigkeit aus, mit der es sich fortzubewegen vermag. Da diese Geschwindigkeit als $V = \text{Weg}/\text{Zeit}$ jedoch aus den Fährten nicht abzuleiten ist, müssen verschiedene Fährtengrößen zueinander ins Verhältnis gesetzt werden, damit quasi eine Relativierung dieses Geschwindigkeitsbegriffes erreicht wird. Geeignet dafür ist in erster Linie das Verhältnis von Stride/Rumpflänge, das als horizontaler Raumgewinn pro Rumpflänge hier ganz informal als relativer Stride bezeichnet wird.

Bei den hier untersuchten Schwanzlurchen und Eidechsen schwankt der relative Stride zwischen rund dem 0,7- bis 1,8-fachen der Rumpflänge. Aber die einzelnen Arten überspannen nicht die gesamte Breite dieses Bereiches, sondern sind je nach Art auf bestimmte Abschnitte dieser Skala beschränkt. Zieht man nun die verschiedenen Körperproportionen in Betracht, so liegt die Vermutung nahe, daß zwischen relativem Stride und den Körperproportionen ein enger causaler Zusammenhang besteht. Um Klarheit zu erlangen, muß also der relative Stride in Abhängigkeit von einer Größe, die unmittelbar etwas über die Körperproportionen aussagt, betrachtet werden. Diese Größe ist der coupling value PEABODYs, der ja definiert ist als: Rumpflänge:Summe der Extremitätenlängen (= Länge der Hinter- + Länge der Vorderextremität). Die Skala des coupling value reicht bei den untersuchten einheimischen Schwanzlurchen von 0,65 (I. helveticus) bis 1,09 (I. cristatus).

Trägt man nun in einem Diagramm den relativen Stride gegen den coupling value ab, so ist klar zu erkennen, daß Tiere mit großem coupling value - also mit langem Rumpf und verhältnismäßig kurzen Extremitäten - einen kleineren relativen Stride erreichen, also inaktiver sind als Tiere mit kleinem c.v. Innerhalb der Gattung Triturus ergibt sich damit eine deutliche Reihenfolge, die von Triturus cristatus über Triturus alpestris und Triturus vulgaris

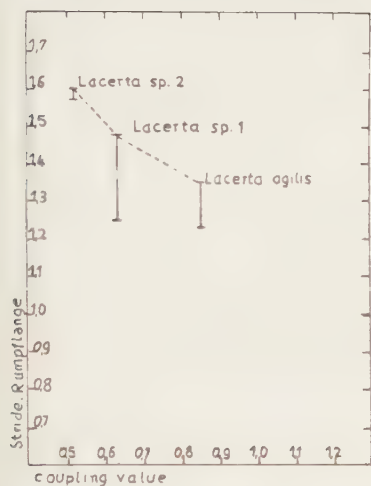


Abb. 26:
Wechselbeziehungen zwischen
"coupling value" und "relati-
vem Stride" bei den Lacerti-
liern.

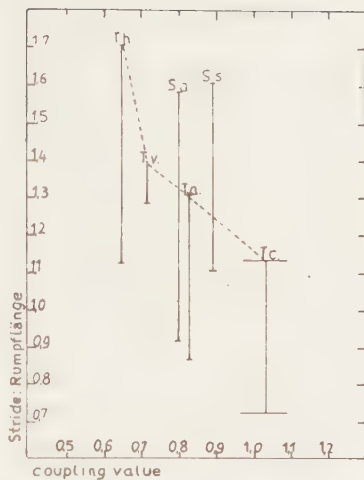


Abb. 27:
Wechselbeziehungen zwischen
"coupling value" und relativem
Stride" bei den Urodelen.

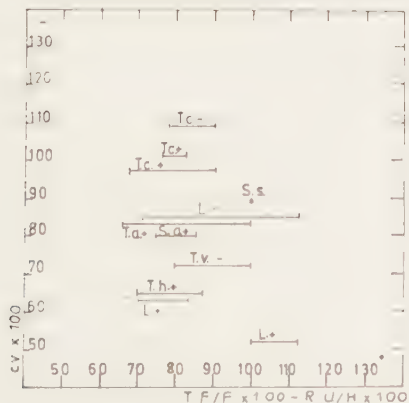


Abb. 28:
Proportionsunterschiede zwischen Hin-
ter- und Vorderextremitäten, abgetra-
gen gegen den "coupling value".

bis hin zu Triturus helveticus als relativ aktivstem Molch reicht (Abb. 26). Diese aus den Fährten abgeleitete Reihenfolge deckt sich durchaus mit den subjektiven Beobachtungen.

Bei den Salamandern übertrifft Salamandra salamandra den Alpensalamander in dem maximal erreichbaren relativen Stride nur geringfügig. Diesen kleinen Vorteil hat der Feuersalamander seiner Befähigung zu verdanken, Oberarm und Oberschenkel aus der horizontalen Ebene in eine mehr vertikale Ebene zu schwingen, was direkt zu einer Vergrößerung des Strides beiträgt. In einer lokomotorischen Aktivitätsreihe aller einheimischen Schwanzlurcher rangieren Salamandra atra und Salamandra atra - in dieser Reihenfolge - noch hinter Triturus helveticus. Dies mag auf den ersten Blick überraschen, aber nach eigenen Beobachtungen kann Triturus helveticus weitaus lebhafter sein als die Salamander. Was dagegen die terrestrische Anpassung allgemein angeht, so sind die Salamander z.B. in der Fortpflanzung (lebendgebärend) besser für das Landleben geeignet als die Molche.

Bei den Eidechsen ergibt sich ebenfalls eine Reihenfolge, die sich mit der subjektiven Beobachtung deckt. Die Zauneidechse mit ihrem relativ großen coupling value von 0,85 erreicht einen kleineren relativen Stride als die größere der beiden Mauereidechsen mit dem Wert 0,63, und diese ihrerseits bleibt weit unter dem relativen Stride der Mauereidechse mit dem kleinsten coupling value von 0,52 (Abb. 27). Dieses letzte Tier war von der absoluten Fortbewegungsgeschwindigkeit her mit Abstand das schnellste, gefolgt von der größeren Mauereidechse und der Zauneidechse.

Es gibt noch eine andere Möglichkeit, Aktivitätsreihen aufzustellen; diese greift allerdings auf Körpermerkmale zurück. OLSON (1976) stellt in einer Studie über fossile niedere Tetrapoden fest, daß aktivere Tiere sich durch ein großes Verhältnis von Radius:Humerus auszeichnen, also relativ große Radien besitzen und daß bei Tieren mit großen Rumpflängen dieses Verhältnis ungünstiger ist als bei kleinen. Ähnliche Hinweise, die Proportionierung der Extremitäten betreffend, finden sich auch bei ROMER (1956).

Unter Einbeziehung der Vorder- wie der Hinterextremitäten wurden in dem Diagramm der Abbildung 28 jeweils die Differenz zwischen den Verhältnissen Unterschenkel:Oberschenkel und dem Verhältnis

Unterarm:Oberarm gegen den coupling value abgetragen. Die Längen der Strecken geben die Größe des Proportionsunterschiedes zwischen Hinter- und Vorderextremität an, bei + ist das Verhältnis von epipodiale:propodiale Abschnitt in der Hinterextremität größer als in der Vorderextremität, bei - kleiner. Auch hier ergibt sich wieder dieselbe Reihenfolge der Arten wie bei der Aktivitätsbeurteilung mittels des relativen Strides. Somit hängt nach diesem System die Aktivität auch von der Differenz in den Proportionen zwischen Hinter- und Vorderextremitäten ab. Dies bedeutet primär, daß innerhalb einer Gattung die Aktivität mit größer werdender Rumpflänge und mit zunehmender Größe des Proportionsunterschiedes zwischen Hinter- und Vorderextremität abnimmt. Innerhalb der Eidechsen wächst die Aktivität eindeutig mit kleiner werdendem Proportionsunterschied an; dies zeigt ebenfalls bei den drei Molchen Triturus helveticus, vulgaris, alpestris und im Prinzip auch bei der Reihenfolge der drei Individuen von Triturus cristatus. Daneben bestätigt sich OLSONs Theorie, da auch generell ein Aktivitätszuwachs von links nach rechts festzustellen ist, also von kleineren zu größeren Radius/Humerus-Verhältnissen. Da nun aus Fährten die ungefähren Größenordnungen der Extremitätenlängen wie die Längen ihrer einzelnen Abschnitte bis zu einem gewissen Maße berechnet werden können, kann dieses System unter Umständen auch auf fossile Fährten Anwendung finden.

Zusammenfassend läßt sich also feststellen:

1. Unter den Arten einer Gattung sind diejenigen mit dem kleineren coupling value aktiver, d.h. sie erreichen den größeren Raumgewinn (meßbar als relativer Stride).
2. Unter den Arten einer Gattung nimmt die Aktivität mit größer werdender Rumpflänge ab.
3. Unter den Arten einer Gattung sind diejenigen mit geringeren Proportionsunterschieden zwischen Hinter- und Vorderextremitäten aktiver.
4. Bei unterschiedlichen Taxa sind in der Regel die mit dem durchschnittlich größeren Radius/Humerus-Verhältnis aktiver.
5. Vergleichbar sind nur näher verwandte Formen.

2.2.7. Allgemeine Charakterisierung der Fährtenabfolgen

2.2.7.1. Salamandra atra:

Quadrupede Fährten mit primär alternierender Anordnung der jeweils zusammengehörigen Hand- und Fußeindrücke (Abb. 29, 30). Auf schwierigem oder nicht zusagendem Untergrund kommt es zu einer pseudo-wechselseitigen Anordnung (Abb. 29). Die Handeindrücke liegen stets dicht vor den Fußeindrücken, randlich primäres Überlagern der Handeindrücke durch die der Füße ist möglich.

Die Fußeindrücke sind näher an die Mittellinie gerückt als die Handeindrücke. Hand- und Fußeindrücke sind einander auffallend parallel orientiert, wobei sie entweder gerade nach vorne oder leicht zur Mittellinie hin ausgerichtet sind.

Die Ausbildung der Eindrücke weist auf plantigrade Fuß- und Handhaltung hin.

Die Schwanzschleifspur verläuft, falls überhaupt überliefert, in der Mitte zwischen den Fuß- und Handeindrücken. Ihr Verlauf kann kontinuierlich, gerade oder leicht gebogen sein. Unterbrechungen ihres Verlaufes in Verbindung mit Ausbiegungen, die von der Mittellinie weg nach außen gerichtet sind, deuten nicht notwendigerweise auf eine Unterbrechung des Ganges hin. Denn Salamandra atra vermag während der Fortbewegung den Schwanz leicht anzuheben und ihn wechselweise nach den Seiten und zurück zu schwenken. Auf einem sandigen, nicht allzu kohäsiven Substrat können durch diese Schwanzbewegungen (außen) neben den Fuß- und Handeindrücken kleine Sedimentwülde zusammengeschoben werden, die in der Negativerhaltung später als Furchen überliefert werden. Diese aktiven Schwanzbewegungen während der Lokomotion sind nicht die Regel, und es ist schwer zu sagen, welches die auslösenden Faktoren sein mögen. Beobachtet wurden sie einmal auf hartem Untergrund (Labortisch) und auf einem nassen bis sehr nassen Feinsand.



Abb. 29 Fährtenskizze von Salamandra atra, Sediment: Ton, weich, x 1, Handeindruck = m, Fußeindruck = p

2.2.7.2. S. salamandra:

Quadrupede Fährte mit primär deutlich alternierender Anordnung der jeweils zusammengehörigen Hand- und Fußbeindrücke.

Zwar kann sich auf schwierigem Untergrund wie weicher, schlüpfriger Silt oder Ton der Stride dermaßen reduzieren, daß der Eindruck einer wechselseitigen Anordnung, d.h. einer Anordnung, bei der sich die Hand- und Fußbeindrücke der beiden Seiten wechselseitig gegenüberliegen, entstehen kann (vgl. Abb. 31 B). Es kann sich hier jedoch nur um eine pseudowechselseitige Anordnung handeln, da sie allein auf der Verminderung des Strides beruht und nicht primär auf den Körperproportionen. Für die Lagebeziehung von Hand- und Fußbeindrücken der gleichen Seite in antero-posteriorer Richtung ist im wesentlichen nur das Verhältnis von Rumpflänge zu Extremitätenlängen verantwortlich (S. 40). Bei Salamandra salamandra ist dieses Verhältnis so ausgebildet, daß die Handeindrücke stets mehr oder weniger dicht vor den Fußbeindrücken zu liegen kommen. In gewissen Grenzen kann dies variieren, z.B. kann der Handeindruck proximal teilweise vom Fußbeindruck überlagert sein, oder Hand- und Fußbeindrücke sind entsprechend weit entfernt, so daß sie sich nicht überlappen. In der Regel werden die Handeindrücke proximal von den Fußbeindrücken überlagert, wenn ein großer Pace in einen großen Stride umgesetzt werden kann, wie etwa bei den Fährten auf Karton, aber auch bei der unter Wasserbedeckung erzeugten Fährte. Größer wird der Hand-Fußabstand dann, wenn Pace und Stride relativ klein bleiben. Jedoch kann der Handeindruck nie so weit vor dem Fußbeindruck zu liegen kommen wie etwa bei Triturus cristatus, wo der Handeindruck bereits dicht hinter dem nächstfolgenden Fußbeindruck (Abb. 33) liegt.

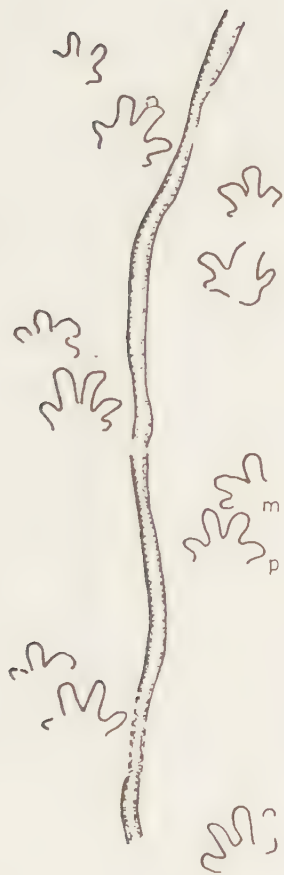
Welche Faktoren in einzelnen für Variationen in der Lagebeziehung von Hand- und Fußbeindrücken in lateral-medianer Richtung verantwortlich sind, läßt sich nicht sicher festlegen. Bei Salamandra salamandra-Fährten liegen die Fußbeindrücke immer dichter an der Mittellinie als die Handeindrücke, obwohl die Vorderextremität kürzer als die Hinterextremität ist. Eventuell läßt sich dies mit einer größeren Schwingungsweite des Femur nach vorn und zurück erklären. Generell sind die Hand- und Fußbeindrücke mehr oder weniger gerade nach vorne, in Fortbewegungsrichtung, ausgerichtet, geringfügige Abweichungen nach innen oder außen sind möglich.

Die Schwanzschleifspur verläuft gerade oder leicht gebogen in der Mitte zwischen den Hand- und Fußbeindrücken. Sie kann nach außen ausbiegen, wenn das Tier nach einem kurzen Stillstand seinen Gang fortsetzt (Abb. 32 A). Neben der umgebogenen Schwanzschleifspur kann als Indiz für eine Unterbrechung der Fortbewegung bzw. für ein Zögern ein gewissermaßen Überzähliger Hand- oder Fußbeindruck in der Fährtenabfolge sein. Generell ruft aber eine kontinuierliche Fortbewegung unter den entsprechenden sedimentologischen Bedingungen auch eine kontinuierliche Schwanzschleifspur hervor. Die Morphologie der Schwanzschleifspur hängt dabei im wesentlichen von der Sedimentbeschaffenheit ab (vgl. Kapitel Schwanzschleifspuren).

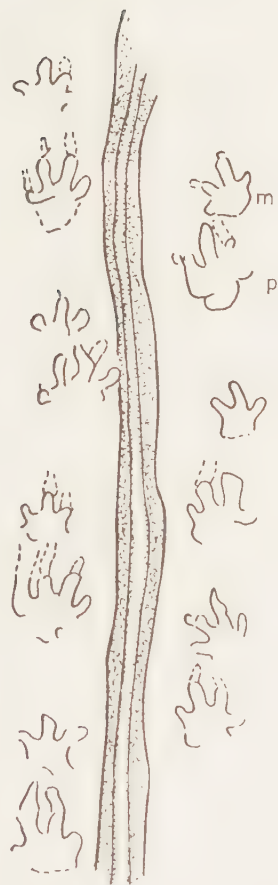


Abb. 30:

Fährtenkizzen von *Salamandra atra*, A) auf Karton; B) auf Feinsand mit Ton, nass; beide x1



A



B

Abb. 31: Fährtenkizzen von *Salamandra salamandra*, Sediment:
 A) Feinsand mit Ton, naß; B) Ton, sehr weich; beide x1



Abb. 32: Fährtenzeichnungen von *Salamandra salamandra*,

A) auf schwarzem Karton; B) auf Ton, plastisch; beide x1

2.2.7.3. Triturus cristatus

Quadrupede Fährten mit primär wechselseitiger Anordnung. D.h. der Handeindruck ist so weit von dem zugehörigen Fußeindruck abgerückt, daß er ungefähr dem Fußeindruck der anderen Seite gegenüberliegt (Abb. 33 A, B). Dies ist zurückzuführen auf die große Rumpflänge und die relativ kurzen Extremitäten (S. 40).

Graduelle Verschiebungen in der antero-proximalen Lagebeziehung von Hand- und Fußeindrücken sind durchaus möglich, jedoch kann nie eine alternierende Fährtenanordnung, wie bei S. atra oder S. salamandra entstehen.

Die Handeindrücke können distal durch die nächstfolgende Fußeindrücke teilweise überlagert sein (sekundäres Übertreten). Durchschnittlich liegen die Fußeindrücke dichter bei der Mittellinie, gelegentlich können aber auch die Handeindrücke weiter innen liegen. Meist sind die Fußeindrücke mehr oder weniger gerade nach vorne, d.h. parallel der Mittellinie, orientiert, geringfügige Abweichungen nach innen oder außen sind möglich. Entsprechendes gilt für die Handeindrücke. Die Eindrücke zeigen plantigrade Hand- und Fußhaltung an. Die Schwanzschleifspur verläuft meist gerade und kontinuierlich in der Mitte zwischen den Eindrücken. Ihre morphologische Ausbildung ist in starkem Maße von der Beschaffenheit des Sedimentes abhängig (S. 180). Die beobachteten Muskelkontraktionen, die gelegentlich den Schwanz von distal nach proximal wellenförmig durchlaufen, können sich in der Schwanzschleifspur in einer kleinräumigen, wellenförmigen Verbiegung ausdrücken.



Abb. 33:

Fährten-skizzen von Triturus cristatus, Sediment: A) Feinsand mit Silt, naß; B) Ton, sehr weich; C) auf schwarzem Karton hinterlassene Abdrücke, alle x 1. m = Hand-, p = Fußabdruck.

2.2.7.4. Triturus alpestris

Quadrupede Fährten mit primär schwach alternierender Anordnung der jeweils zusammengehörigen Hand- und Fußeindrücke (Abb. 34 A). Gelegentlich wird die alternierende Anordnung zugunsten einer pseudowechselseitigen Anordnung aufgegeben (Abb. 34 B). Randlich primäres Übertreten der Handeindrücke durch die Fußeindrücke ist in wenigen Fällen in geringem Maße möglich, generell jedoch nicht die Regel.

Die Fußeindrücke liegen durchschnittlich der Mittellinie näher als die Handeindrücke, verschiedentlich können jedoch auch die Handeindrücke näher zur Mittellinie rücken.

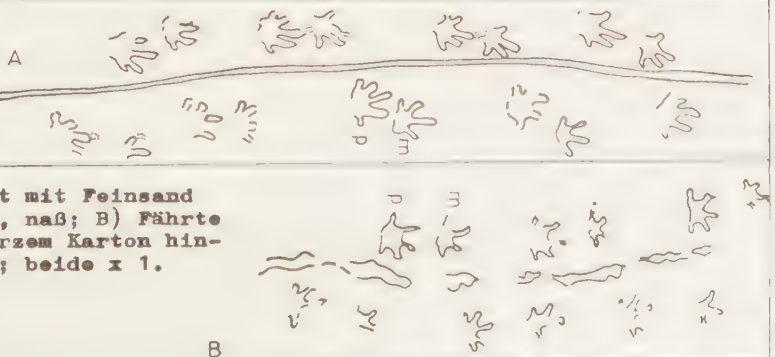
Meist sind die Fußeindrücke parallel der Fortbewegungsrichtung oder geringfügig nach innen orientiert; die Handeindrücke können etwas stärker nach innen gedreht sein, in der Regel sind sie aber den Fußeindrücken weitgehend parallel ausgerichtet.

Die Eindrücke deuten auf plantigrade Hand- und Fußhaltung hin. Im Normalfalle verläuft die Schwanzschleifspur in der Mitte zwischen den Eindrücken kontinuierlich, gerade oder auch leicht sinusförmig gebogen. In einigen Fällen - z.B. auf Karton und trockenem, lockerem Sand - wurde die Schwanzspitze nahezu senkrecht zur Fortbewegungsrichtung nach außen geführt, so daß sich rechts und links der Fährte ganz charakteristische Schwanzspuren ergaben (Abb. 35). Am Tier selbst konnte gelegentlich beobachtet werden, wie es auch im Ruhestand ca. die beiden distalen Schwanzdrittel senkrecht zur Körperlängsachse abbog.

In erster Linie sind die Auswärtsbiegungen der Schwanzschleifspur auf einen Stillstand während der Fortbewegung bzw. auf ungleichförmige und ruckartige Fortbewegung zurückzuführen.

Abb. 34:
Skizze
einer
Fährte
von Triturus alpestris:
A) Sedi-

ment: Silt mit Feinsand
vermischt, naß; B) Fährte
auf schwarzem Karton hin-
terlassen; beide x 1.



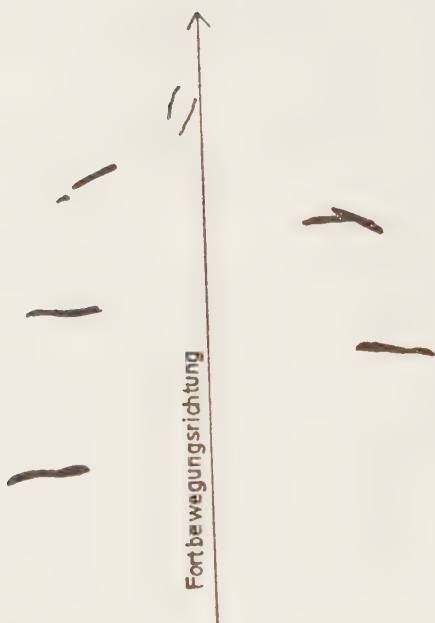
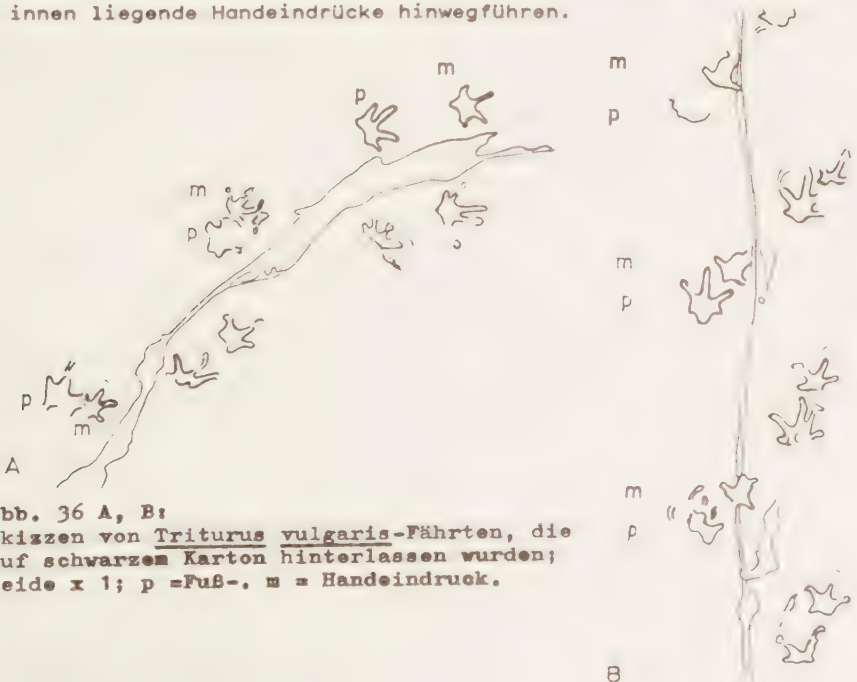


Abb. 35:
Zu *Triturus alpestris*: Schwanzspuren
und ihre Ausrichtung zur Fortbewegungs-
richtung

2.2.7.5. Triturus vulgaris

Quadrupede Fährten mit primär deutlich alternierender Anordnung der jeweils zusammengehörigen Hand- und Fußbeindrücke (Abb. 36 A, B). Bei zögernder Gangart und/oder sehr schwer begehbarem Untergrund kann es zu einer sekundären wechselseitigen Anordnung der Hand- und Fußbeindrücke kommen. Wie nach den Körperproportionen zu erwarten, ist randlich primäres Übertreten der Handeindrücke durch die Füße möglich, aber nicht unbedingt die Regel. Die Handeindrücke liegen also meist dicht vor denen der Füße - nur bei sekundär wechselseitiger Anordnung ist der Hand-Fußabstand weiter -, dabei ist ihre Anordnung in medio-lateraler Richtung recht variabel, d.h. sie können näher oder entfernter zur Mittellinie liegen als die Fußbeindrücke, gelegentlich sind sie so weit nach innen gerückt, daß der Schwanz über sie hinweg geschleppt wird (Abb. 36 B). Die Fußbeindrücke sind meist mehr oder weniger gerade nach vorne orientiert, wobei allerdings die inneren Zehen I und II stark nach innen geneigt sein können. Die Ausrichtung der Handeindrücke ist wiederum variabler, sie können nach innen, gerade nach vorn oder sogar leicht nach außen zeigen.

Eine Schwanzschleifspur ist in der Regel vorhanden, sie verläuft entweder gerade oder schwach sinusförmig gebogen in der Mitte zwischen Hand- und Fußbeindrücken. Wie oben schon erwähnt, kann sie über weit innen liegende Handeindrücke hinwegführen.



2.2.7.6. Triturus helveticus

Quadrupede Fährten mit deutlich primär alternierenden Anordnung der jeweils zusammengehörigen Hand- und Fußeindrücke. Bei sehr weichem Untergrund kann es infolge einer Verkürzung des Strides zu einer sekundär wechselseitigen Anordnung kommen, dabei wird gelegentlich der Hand-Fußabstand etwas größer. In der Regel jedoch ist dieser Abstand so gering (Abb. 37), daß häufig randlich primäres Übertreten der Handeindrücke durch die Füße vorkommen kann. Dies entspricht durchaus den Körperproportionen, denn *T. helveticus* hat unter den Schwanzlurchen mit Abstand die kürzeste Rumpflänge im Verhältnis zu den Extremitätenlängen oder umgekehrt die längsten Extremitäten relativ zur Rumpflänge.

Soweit dies bei den winzigen Hand- und Fußeindrücken überhaupt zu beurteilen ist, sind sie einander weitgehend parallel und mehr oder weniger gerade nach vorne ausgerichtet, gelegentlich können sie aber auch leicht nach innen gedreht sein.

In der Regel sind die Handeindrücke weiter von der Mittellinie entfernt als die Fußeindrücke, verschiedentlich können sie aber auch so weit nach innen gerückt sein, daß sie mehr oder weniger neben den zugehörigen Fußeindrücken auf der Mittellinie der Fährte liegen. Dies scheint jedoch insgesamt seltener der Fall zu sein als etwa bei *Triturus vulgaris*.

Die Schwanzschleifspur kann mehr oder weniger gerade, aber auch sinusförmig gebogen in der Mitte zwischen den Hand- und Fußeindrücken verlaufen, wobei sie gelegentlich auch über weit innen liegende Handeindrücke hinweggeführt sein kann.

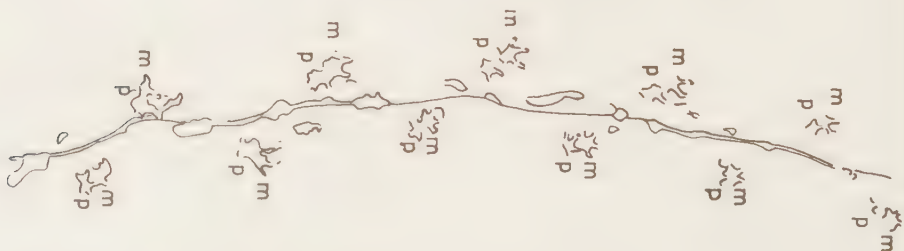


Abb. 37: Skizze einer Triturus helveticus-Fährte, hinterlassen auf schwarzem Karton; x 1. p = Fuß-, m = Handeindruck.

2.2.7.7. Lacerta sp.

Das größere Tier:

Quadrupede Fahrten mit primär schwach alternierender Anordnung der jeweils zusammengehörigen Hand- und Fußeindrücke. Die Handeindrücke liegen wechselnd dicht vor den Fußeindrücken, randlich primäres Übertreten ist möglich, aber nicht sehr häufig, d.h. zumindest unter den experimentellen Bedingungen (vgl. Abb. 38). Entsprechend den sehr viel kürzeren Vorderextremitäten liegen die Handeindrücke meist näher an der Mittellinie als die Fußeindrücke.

Die Fußeindrücke sind meist leicht nach außen orientiert, also von der Mittellinie wegweisend, die Handeindrücke dagegen können gerade nach vorne, gering nach innen oder nach außen gerichtet sein.

Die Eindrücke zeigen eine semiplantigrade Hand- und Fußhaltung an. Die Schwanzschleifspur verläuft in der Mitte zwischen den Fußeindrücken, die Handeindrücke liegen oft sehr dicht neben der Schwanzschleifspur, die kontinuierlich und gerade verläuft.

Das kleinere Tier:

Quadrupede Fahrten mit primär schwach bis deutlich alternierender Anordnung der jeweils zusammengehörigen Hand- und Fußeindrücke. Die Handeindrücke werden häufig teilweise oder vollständig primär Übertreten, so daß die Handeindrücke gelegentlich hinter dem dazugehörigen Fußeindruck liegen.

Die Handeindrücke können näher bei der Mittellinie liegen als die Fußeindrücke, das scheint jedoch in hohem Maße von der absoluten Fortbewegungsgeschwindigkeit abhängig zu sein. Im Falle einer sehr schnell gegangenen Fahrt (Abb. 39) können auch die Fußeindrücke weiter nach innen rücken, was vermutlich auf eine große Schwingungsweite des Femurs zurückzuführen ist.

Die Eindrücke zeigen eine semiplantigrade Hand- und Fußhaltung an. Bei langsam gegangenen Fahrten verläuft die Schwanzschleifspur kontinuierlich und mehr oder weniger nur großräumig gebogen in der Mitte zwischen den Fußeindrücken. Bei sehr rasch gegangenen Fahrten ist die Schwanzschleifspur stärker gebogen und verläuft vor allem nicht mehr kontinuierlich. Anscheinend wird der Schwanz während der Lokomotion, den Körperundulationen folgend, mehr oder weniger ruckartig nach außen geführt, so daß stellenweise eine doppelte Schwanzschleifspur entsteht. In solchen Fällen führt die Schwanzschleifspur auch öfters über die Hand- und Fußeindrücke hinweg.

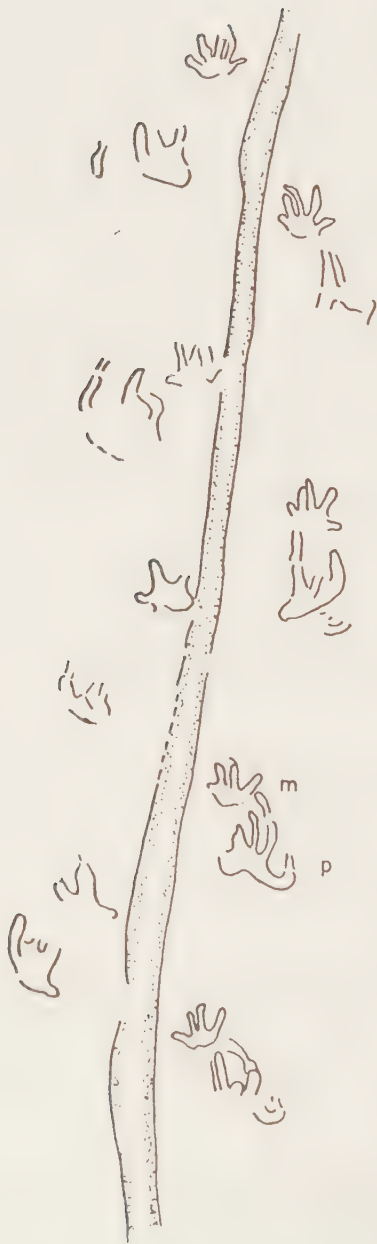


Abb. 38: Skizze einer Eidechsenfährte (Lacerta sp. 1), Sediment: Feinsand mit Silt vermischt, naß; x 1.



Abb. 39: Skizze einer Eidechsenfährte (Lacerta sp. 2), Sediment: trockener, lockerer Feinsand, x 1.

2.2.7.8. Lacerta agilis:

Quadrupede Fährten mit schwacher, primär alternierender Anordnung der jeweils zusammengehörigen Hand- und Fußindrücke. Dabei können allerdings die Handindrücke vollständig von den Füßen übertreten worden sein, so daß ihre Lage in der Fährte nicht mehr genau festzustellen ist, oder sie können gelegentlich auch hinter dem zugehörigen Fußindruck liegen. Nach dem coupling value von 0,85 ist eigentlich kein primäres Übertreten dieses Ausmaßes zu erwarten.

Infolge des Längenunterschiedes zwischen den Hinter- und Vorderextremitäten liegen die Handindrücke meist dichter bei der Mittellinie als die Fußindrücke.

Die Schwanzschleifspur, die mehr oder weniger gerade bzw. nur großräumig gebogen in der Mitte zwischen den Hand- und Fußindrücken verläuft, ist sehr kräftig und breit ausgebildet (vgl. Abb. 40).



Abb. 40:
Skizze einer Fährte von Lacerta agilis in
Feinsand, x 1.

2.2.8. Morphologie der Fuß- und Handeindrücke

Vorbemerkungen:

In diesem Kapitel soll zuerst die allgemeine Morphologie der Hand- und Fußeindrücke unter den sedimentologischen Bedingungen besprochen werden, die für eine vollständige Überlieferung der Hand- und Fußformen am besten geeignet erscheinen (eingeschoben sind teilweise Vergleiche mit den auf Fotopapier hinterlassenen Abdrücken). Anschließend wird die Morphologie der Hand- und Fußeindrücke bei wechselnder Sedimentbeschaffenheit behandelt. Es kann vorweg genommen werden, daß die morphologischen Änderungen unter den verschiedenen sedimentologischen Zustandsformen auffallend sind, jedoch sollte das Hauptaugenmerk nicht so sehr auf die Veränderungen der Formen gerichtet sein als vielmehr auf das Konstantbleibende. Diese Verfahrensweise ist für eine sinnvolle Fährteninterpretation, insbesondere der fossilen Fährten weit besser geeignet. Denn mit Sicherheit können bei fossilen Fährten nicht all die Faktoren erfaßt werden, die zu einer morphologischen Änderung der Eindrücke beitragen. Das Spektrum reicht hier von der Sedimentbeschaffenheit bis zum physischen Zustand des Tieres. Hingegen kommt man eher zu einem Ergebnis, wenn man aus den verschiedenen morphologischen Erscheinungsbildern das Konstantbleibende herauszufiltern versucht.

Anmerkung:

Die nachfolgenden Beschreibungen der Hand- und Fußeindrücke gehen von der Negativerhaltung aus. Doch gelegentlich sind auch Betrachtungen der Positive zwingend notwendig. Mit "rechts" und "links" werden die Hand- und Fußeindrücke bezeichnet, die in der jeweiligen Fährte rechts oder links liegen, egal ob Positiv oder Negativ als Bearbeitungsgrundlage vorliegt. Da ohnehin eine bilaterale Symmetrie vorliegt, ist es nur von untergeordneter Bedeutung, daß ein linker Fuß Eindruck des Negativs von der rechten Hinterextremität stammt.

2.2.8.1. Salamandra atra: (Abb. 41-43)

Vorbemerkungen:

Das weitgehend vollständige und mehr oder weniger getreue Abbild der Hände und Füße lieferte ein nasser Feinsand, dem etwas Ton beigemischt wurde. Bei dem sehr feinkörnigen Sand ohne Silt- oder Tonkomponente (vom Rhein) besteht die Gefahr, daß die Eindrücke während des Austrocknens nach und nach flacher werden und letztlich ganz verschwinden. Durch eine Beimischung von etwas Ton oder Silt läßt sich dieses Phänomen weitgehend vermeiden.

Fußabdruck: (Abb. 41)

Das Abbild des Fußes erscheint gedrungen und kräftig, seine Länge (ca. 11,6 mm) wird von der Breite nur wenig übertroffen (ca. 11,9 mm). Es muß hier vermerkt werden, daß sich aus den Fuß- und Handeindrücken immer höhere Werte für Länge und Breite ermitteln lassen als an den Händen und Füßen gemessen werden.

Es sind fünf Zehen eingedrückt, von denen der erste mit knapp zwei Millimeter sehr kurz ist und direkt nach innen zur Mittellinie hin weist. Der Winkel zwischen Zeh I und V beträgt ca. 138 Grad. Zeh II ist mit annähernd 4 mm beinahe doppelt so lang wie I und zeigt ebenfalls nach innen; die beiden folgenden längeren Zehen III (ca. 4,9 mm) und IV (ca. 5,4 mm) sind einander nahezu subparallel und nur äußerst schwach nach innen gebogen im Gegensatz zu Zeh II, der um ca. 53 Grad von Zeh IV weg nach innen gerichtet ist. In diesem Eindruck ist Zeh IV von der Zehenbasis aus gemessen etwas länger als Zeh



Abb. 41:
Hand- und Fußabdruck
von Salamandra atra,
Sediment: Feinsand mit
Ton vermischt, naß.

III, nach den Abbildungen der Füße auf Fotopapier (Taf. 2) sind die beiden Zehen mit ungefähr 5 mm gleich lang. Zeh V zeigt von IV weg nach außen, Winkel IV/V ungefähr 35 Grad. Mit 2,7 mm Länge (auf Fotopapier 3 mm) ist Zeh V länger als I und kürzer als II. Die beschriebene, allgemeine Zehenkonfiguration, Zehen I und II nach innenweisend, Zehen III und IV einander beinahe parallel und nur schwach oder gar nicht einwärts gebogen und Zeh V mehr oder weniger stark nach außenweisend, wird unter allen Sedimentbe-

dingungen eingehalten und scheint für *S. atra* charakteristisch zu sein. Die proximale mediolaterale Begrenzung des Fußindrucks ist nicht sehr scharf, in dem Negativ des Gipsabgusses erscheint sie als eine Art morphologische Rippe, die von der tiefer eingetretenen Sohle nach außen (proximalwärts) abfällt. Diese morphologische Erhebung im Negativ zeigt einen Bereich geringer Belastung an (vgl. Kapitel Belastungsverhältnisse) und kommt verschiedentlich unter anderen Sedimentbedingungen noch viel stärker zum Ausdruck. Die Begrenzung des äußersten proximo-medianen Sohlenabschnittes ist nur zu ahnen, während der äußere laterale und proximal von Zeh IV gelegene Abschnitt recht deutlich begrenzt erscheint. Insgesamt zeigt die Sohle bei vollständiger Erhaltung einen rechteckigen bis quadratischen Umriß. Proximal der Zehen III und IV kann die Begrenzung der Sohle eine kleine Einbuchtung aufweisen. In dem hier beschriebenen Eindruck weist der IV. Zeh wulstartige Verdickungen und zwischen ihnen gelegene Einschnürungen auf, die vielleicht Polstergrenzen an Gelenken darstellen. Aus ihrer Anordnung wäre in etwa auf drei freie Phalanges zu schließen. Ansonsten zeigt diese Erhaltung keine weiteren Polster bzw. Polstergrenzen mit genügender Deutlichkeit an.

Beschreibung des Handindrucks: (Abb. 41)

Die Hand erscheint im Eindruck wie der Fuß kräftig und gedrunken, jedoch etwas kleiner mit einer Länge von 9,7 mm und einer Breite von etwas über 10 mm (auf Fotopapier 9 mm lang und 10 mm breit). Der Handeindruck zeigt vier Zehen, die jedoch verglichen mit dem auf Fotopapier (Taf. 2) hinterlassenen Eindruck unterschiedliche Längen zeigen. Zeh I weist stark nach innen (bzw. schon etwas nach hinten) und ist ungefähr 1,9 mm lang (auf Fotopapier jedoch nur 1,5 mm). Der Winkel zwischen Zeh I und IV ist mit ca. 153 Grad sehr groß. Zeh II zeigt beinahe parallel zum II. Fußzeh ebenfalls nach innen (Winkel II/III ca. 43 °). Zeh II scheint nicht vollständig abgebildet zu sein, da er hier nur eine Länge von rund 2,7 mm zeigt, während auf Fotopapier rund 4 mm zu messen sind. Der Zeh III scheint mit rund 4,6 mm (Fotopapier 4,5 mm) der längste Zeh zu sein und verläuft in seiner Richtung etwa parallel dem III. Fußzeh. Der IV. Handzeh ist ungefähr dem V. Fußzeh parallel ausgerichtet und ist mit knapp 3 mm (Fotopapier 3 mm) auch so lang wie dieser. Insgesamt ergibt sich der Eindruck, daß die

Zehen der Hand entsprechend den Richtungen der Fußzehen ausgerichtet sind, und daß diese Richtungen auch unter den verschiedenen Bedingungen beibehalten werden.

Die proximale und proximo-mediane Handbegrenzung ist fließend und als schwache morphologische Erhebung ausgebildet. Nur die äußere laterale Begrenzung und die proximal von Zeh III gelegene ist hinreichend scharf zu erfassen, wobei ein kleiner Teil der Sohle wie ein Sporn nach hinten zeigt. Bei dem Abdruck auf Fotopapier (Taf. 2) ist dieser Bereich als scharfe "Ecke" zwischen der äußeren lateralen und proximalen Handbegrenzung, die einen Winkel von etwas mehr als 90 Grad zueinander bilden, abgezeichnet. In der proximalen Handbegrenzung zeichnet sich eine Einbuchtung ab, die besonders deutlich auch auf dem Fotopapier zu sehen ist und proximal von Zeh III liegt. Die Sohle ist von rechteckiger bis quadratischer Form.

Polster bzw. Polstergrenzen zeichnen sich nicht ab, weder in der Sohle noch an den Zehen, abgesehen von einer kleinen Eindellung im distalen Drittel des III. Zehes.

Abschließend ist zu bemerken, daß die Handeindrücke meist sehr viel unvollständiger sind als die der Füße, was auf eine gleichmäßigere Belastung der Hinterextremitäten während der Fortbewegung schließen läßt.

Kurze Zusammenfassung der morphologischen Kriterien von Hand- und Fußbeindruck:

Fußbeindruck geringfügig breiter als lang, pentadactyl und ?Zeh IV am längsten. Die Zehen III und IV sind häufig einander subparallel bis parallel orientiert. Die Sohle ist rechteckig bis quadratisch.

Handeindruck breiter als lang, tetradactyl und Zeh III am längsten. Die beiden mittleren Handzehen II und III sind meist gespreizt. Die Sohle ist rechteckig bis quadratisch.

Morphologische Veränderungen bei verschiedenen sedimentologischen Bedingungen:(Abb. 42, 43)

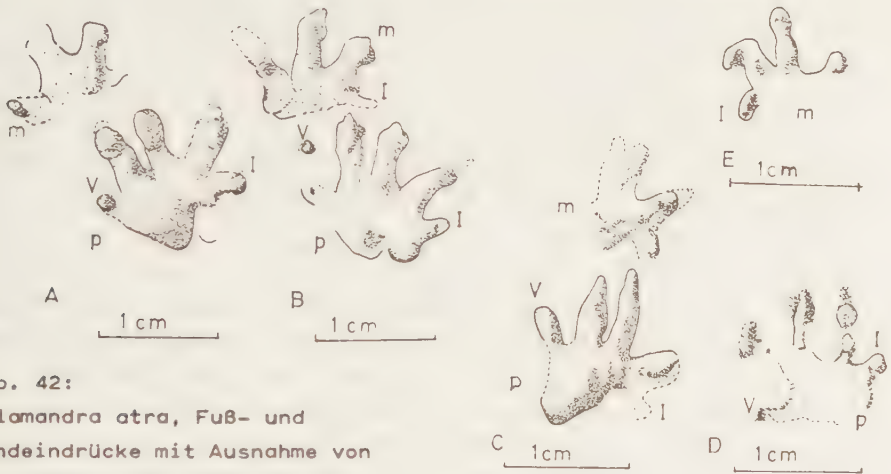


Abb. 42:

Salamandra atra, Fuß- und Handeindrücke mit Ausnahme von E zusammengehörend. Sediment:

A) Feinsand mit hoher Tonkomponente, naß, relativ weich;

B) Feinsand mit Silt vermischt, sehr naß; C) Feinsand mit Ton vermischt, sehr naß, sehr weich; D-E Silt, etwas angetrocknet.

Die Abbildungen 42, 43 lassen auf den ersten Blick Unterschiede in der Vollständigkeit der Eindrücke, insbesondere der Hände, und Unterschiede in der Form der Fußsohle erkennen. Die allgemeine Zehenkonfiguration wird weitgehend beibehalten, wobei jedoch die absoluten Beträge der

einzelnen Zehenwinkel weitgehend differieren können. So zeigen die Fußeindrücke der Abb.

43 A und C Zehenwinkel I/V um die 180 Grad, obwohl sie in den meisten anderen Eindrücken nur

Werte von

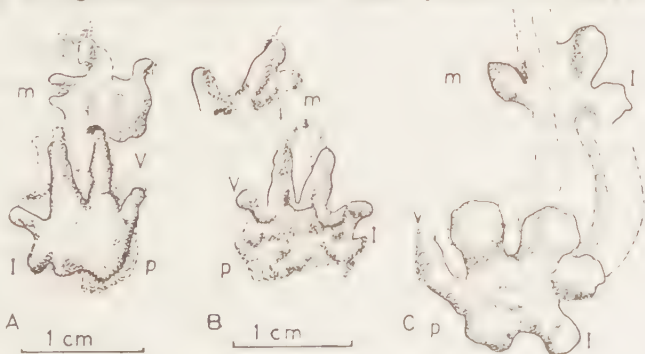


Abb. 43: *S. atra*, Hand- und Fußeindrücke zusammengehörend. Sediment: A) dicke, weiche, nasse Tonlage; B) Silt, relativ weich; C) völlig trockener, lockerer Feinsand

maximal 150 Grad zeigen. In beiden Fällen war das Substrat weich bzw. sehr nachgiebig, so daß die außergewöhnlichen Zehenwinkel wohl primär mit der großen Einsinktiefe zusammenhängen. Auch in einem anderen Fußedruck in sehr weichem Substrat sind diese Verhältnisse angedeutet (Abb. 42 C). Die Abdrücke, die *S. atra* auf Fotopapier (Taf. 2) und damit auf festem Untergrund hinterlassen hatte, lassen klar erkennen, daß zwar der Fußzeh I sehr stark nach hinten gerichtet sein kann, daß aber andererseits der Winkel I/V keine 180 Grad beträgt.

Die auffälligste morphologische Änderung geht beim Fußedruck einher mit einer eventuellen Überbelastung des proximal der Zehen IV und V gelegenen Sohlenabschnittes und einer zunehmenden Entlastung des proximal von I und II gelegenen Bereiches. Dies kann soweit gehen, daß der Eindruck einer kleinen, nach hinten spitz zulaufenden, dreieckigen Sohle entsteht, unter Vortäuschung einer Vierzehigkeit des Fußes (vgl. Abb. 42 C). Charakteristisch scheint dies jedoch nur bei einem mehr oder weniger stark sandigen Substrat zu sein; reiner Ton und reiner Silt überliefert in plastischer Konsistenz die vollständigen Umrisse weitaus besser, wenn auch nicht ohne morphologische Verfremdungen. Was die Handeindrücke anbelangt, so sind diese sowohl bei sandigem als auch bei rein siltigem oder tonigem Untergrund oft stark unvollständig bzw. ohne scharfe Begrenzungen; dies deutet auf eine etwas geringere Belastung hin.

Bei reinem, weichem Ton oder Silt sinken die Tiere bei jedem Schritt tief ein. Dadurch kommt es zu erheblichen Verfremdungen der Morphologie der Eindrücke. Die Sohle wird unverhältnismäßig stark betont, die Zehen I und V können im Eindruck fehlen, dagegen erscheinen die Zehen III und IV schlanker und durch Schleifspuren verlängert. Außerdem scheint (durch das tiefe Einsinken bedingt), der Zeh I weit stärker nach hinten gerichtet zu sein als auf hartem Untergrund. Der Handeindruck kann zwar einigermaßen vollständig sein, ist aber mehr oder weniger undeutlich, wobei sowohl die Länge der Zehen als auch ihre Spreizung nicht dem normalen Bild entspricht.

Ist der Ton oder Silt schon etwas angetrocknet und oberflächlich relativ glatt, so ergeben sich sehr charakteristische Fußedrucke, die verschiedene, bei anderen Sedimentbedingungen nicht nachweisbare Besonderheiten zeigen. Im Falle der Abbildung 43 B war der

Silt zwar noch relativ weich, aber bedingt durch Inhomogenitäten des Materials, d.h. durch nicht aufgeschlämmte, mehr oder weniger harte "Siltbrocken" wurde der Fuß nur leicht eingedrückt. Die Belastung bzw. das Einsinken reichten gerade noch für eine einigermaßen vollständige Abbildung des Fußes, wobei die Zehen gegenüber der Sohle tiefer eingedrückt sind. Die leicht eingetretene Sohle läßt Polster bzw. Polstergrenzen erkennen, die in etwa eine zweireihige Anordnung zeigen. Eine distale Reihe kleinerer Polster ist vermutlich dem Metatarsalbereich der Zehen II bis V zuzuordnen, während eine Reihe größerer Polster den Metatarsalbereich des I. Zehes und die Fußwurzel bedecken dürfte. Während der Fortbewegung wurde das Tier etwas durch das klebrige Substrat behindert. Die Füße blieben anscheinend mit den am stärksten belasteten Bereichen am Substrat kleben. Beim Abheben des Fußes wurden in diesen Bereichen Partikel des Substrates in Form kleiner Grate über den eigentlichen Fuß Eindruck angehoben. Im Negativ des Abgusses erscheinen diese Grate als scharfe, schmale Rinnen. Am deutlichsten sind diese Rinnen im Metatarsalbereich zwischen den Zehen II bis IV und im proximalsten Abschnitt dieser Zehen. Zeh V zeigt diese Erscheinung nur schwach, Zeh I überhaupt nicht. Die Zehen II bis IV sind am klarsten eingedrückt, Zeh V etwas undeutlich und I ist nur angedeutet. Die Sohlenbegrenzungen sind fließend. Im Handeindruck erscheinen nur die Zehen II bis IV mehr oder weniger vollständig, die Begrenzung der Sohle ist nicht festzulegen. Insgesamt gesehen läßt die Art der Ausbildung des Fuß Eindruckes Rückschlüsse auf die Belastungsverhältnisse und auf die Lage von Fußpolstern zu.

Bei stärker angetrocknetem Ton oder Silt treten nur noch die Zehenspitzen I bis IV einigermaßen deutlich hervor, die distalen Teile der Zehen sind wie der Sohlenumriß meist nur angedeutet. Die oben beschriebenen Rinnen können vorkommen. Die Handeindrücke sind auch nur unvollständig ausgebildet, im günstigsten Falle erscheinen die Zehen I bis III vollständig, Zeh IV dagegen unvollständig; die proximale Sohlenbegrenzung kann nicht erfaßt werden.

Zum Schluß soll noch ein Spezialfall beschrieben werden, der fossil wohl nicht überliefert sein dürfte, nämlich Eindrücke in absolut trockenem, lockerem, sehr feinkörnigem Sand (Abb. 43 C). Der Fuß Eindruck erscheint sehr grob und wesentlich breiter als normal;

die Zehen wirken kurz und breit mit (im Negativ) kugelig wirkenden Eindrücken der Spitzen. Die Zehen III und IV sind stärker gespreizt als unter anderen Bedingungen, Zeh I und V bilden einen Winkel von gut 180 Grad, wobei Zeh I leicht nach rückwärts (entgegen der Fortbewegungsrichtung) und Zeh V nach außen weist. Die Zehen II und III zogen lange tiefe Furchen in den Sand, die zum Teil die Handeindrücke verwischen. Der Handeindruck wirkt ähnlich derb mit plumpen, breiten Zehen, von denen I und IV ungefähr den Fußzehen II und V parallel sind.

Kurze Zusammenfassung der wichtigsten morphologischen Variablen und Konstanten:

Konstant bleibt die allgemeine Zehenkonfiguration, wobei besonders die nahezu parallel ausgerichteten Zehen III und IV auffallen; ferner sind generell die Handzehen I und IV den Fußzehen I und V beinahe parallel orientiert.

Weitgehend veränderlich ist die Form und Eindrucktiefe der Fußsohle. Auf stärker sandigem Substrat wird der proximo-mediane Sohlenbereich sowie die I. Fußzehe unterdrückt, so daß die Fußsohle schmal und dreieckig erscheint. Die Eindrucktiefe hängt von dem Durchfeuchtungsgrad und dem Ton- bzw. Siltgehalt ab.

Bei reinem Ton oder Silt in weichem, nassem Zustand ist die Sohle sehr tief eingedrückt, von den Zehen können die beiden äußersten unterdrückt sein, oft sind nur die Zehen III und IV abgebildet.

Auf oberflächlich glattem, leicht angetrocknetem Silt oder Ton bzw. inhomogenem Silt/Ton (= geringe Eindrucktiefe) sind die Zehen gegenüber der Sohle stärker betont. Die Abbildung ist vollständig bis äußerst mangelhaft, in der Sohle können Weichteilpolster angedeutet sein, die Bereiche größter Belastung können beim Negativ durch Rinnen oder Furchen angedeutet sein.

In lockerem, trockenem Sand erscheint der Fußeindruck plump, die Zehen breit und gedrunken, die drei inneren Zehen können lange, breite Furchen ziehen.

Die Handeindrücke sind meist mehr oder weniger unvollständig.

2.2.8.2. Salamandra salamandra: (Abb. 44, 45, 46, 47)

Vorbemerkungen:

Auch für Salamandra salamandra scheint ein nasser, sehr feinkörniger Sand mit einem relativ hohen Tonanteil das beste Medium für eine annähernd vollständige Überlieferung der Morphologie von Händen und Füßen zu sein. Allerdings müssen bei dem Handeindruck gewisse Einschränkungen die Längen- und Breitenverhältnisse betreffend gemacht werden. Die Maße werden wieder verglichen mit denen der auf Fotopapier erzeugten Hand- und Fußabdrücke.

Fußeindruck: (Abb. 44)

Der Fußeindruck ist breiter als lang.

In diesem speziellen Fall beträgt die Länge 14,6 und die Breite 13,35 mm.

Im Durchschnitt lassen sich aus den Fährten für die Länge etwas über 13 mm und für die Breite 14,6 mm ermitteln.

Der Abdruck auf Fotopapier zeigt eine Länge von 12 und eine

Breite von 12,5 mm. Von den fünf Zehen ist Zeh III mit Abstand der längste.

Zeh I erscheint hier etwas lang mit 3,5 mm (Durchschnitt 2,5; Fotopapier 21,5 mm); Zeh II ist mit 4,3 mm

(Durchschnitt 4,2; Fotopapier 4,5)

schon beträchtlich länger; er wird von Zeh III um mehr als 2 mm an Länge übertroffen (Durchschnitt 6 mm, Fotopapier 6,5; hier rund 6,5 mm). Zeh IV ist mit 5,4 mm (Durchschnitt 5,1; Fotopapier 5,5 mm) zwar länger als II, aber erheblich kleiner als III. Zeh V zeigt eine Länge von 3,2 mm (Durchschnitt 3,1 mm; Fotopapier 3 mm).

Die Basen der Zehen II bis IV liegen auf einem Halbkreis, von dem die Zehenbasen I und V etwas abgerückt sind, davon V stärker zurückliegend.

Zeh I kann zwar auch wie bei S. atra stark nach innen abgespreizt werden, jedoch vermittelt die allgemeine Zehenkonfiguration eher eine regelmäßige strahlige oder sternförmige Anordnung mit Zeh III als Mittelstrahl. Dieser von dem Bild bei S. atra abweichende Eindruck rührt daher, daß die Zehen III und IV nicht in dem Maße parallel ausgerichtet sind wie dort. In den absoluten Beträgen



Abb. 44:
Salamandra salamandra,
Sediment: Feinsand mit
hohem Tongehalt, naß

der Zehenwinkel kommen dagegen kaum Unterschiede gegenüber S. atra zum Tragen. Zehenwinkel I/V beträgt hier 120 Grad (im Durchschnitt ca. 148,8 Grad), Zehenwinkel I/IV 116 Grad (im Durchschnitt 116,4 Grad). Der Winkel zwischen Zeh II und IV beträgt im Durchschnitt 69,5 Grad.



Abb. 45: *Salamandra salamandra*, zusammengehörende Fuß- und Handeindrücke, Sediment: A) Feinsand mit Silt vermischt, feucht bis naß, B) Feinsand mit Silt vermischt, sehr naß.

Der Umriß der Fußsohle erscheint rechteckig bis subquadratisch, proximal des Zeh III macht ihre Begrenzung einen distalwärts konvexen Bogen. Die proximo-medianen und äußeren lateralen Sohlenbereiche zeichnen sich klar ab und zeugen von einer gleichmäßigen Belastung. Weichteilpolster bzw. ihre Begrenzungen sind in den

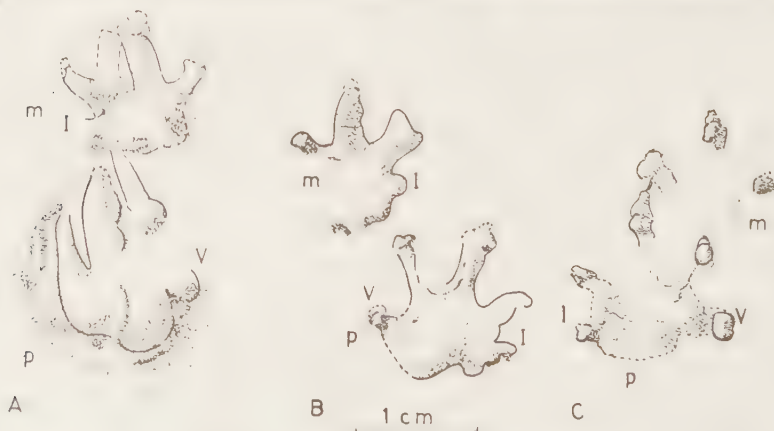


Abb. 46: *Salamandra salamandra*, zusammengehörende Hand- und Fußeindrücke, Sediment: A) dicke Lage Ton, sehr weich, sehr naß, B) Silt, plastisch, C) Ton, plastisch

äußersten Sohlenbereichen angedeutet, ihre geringe Zahl läßt jedoch keine Rückschlüsse auf eine regelmäßige Verteilung zu. Bei einem Abdruck auf Fotopapier werden proximal des Zeh V vier kleine Polster bzw. Polstergrenzen sichtbar, die übrige Sohle scheint in mehr oder weniger große Polster aufgeteilt zu sein, nur zwischen den Zehen II und III wird noch eine sehr scharfe Polstergrenze sichtbar. Gelegentlich sind an den Zehen Einschnürungen zu erkennen, die Polstergrenzen der einzelnen Phalanges darstellen könnten, es ist jedoch nur schwer möglich, daraus auf die Zahl der Phalangen zu schließen.

Handeindruck: (Abb. 44)

Der Handeindruck zeigt sich gedrunken und erheblich breiter als lang.

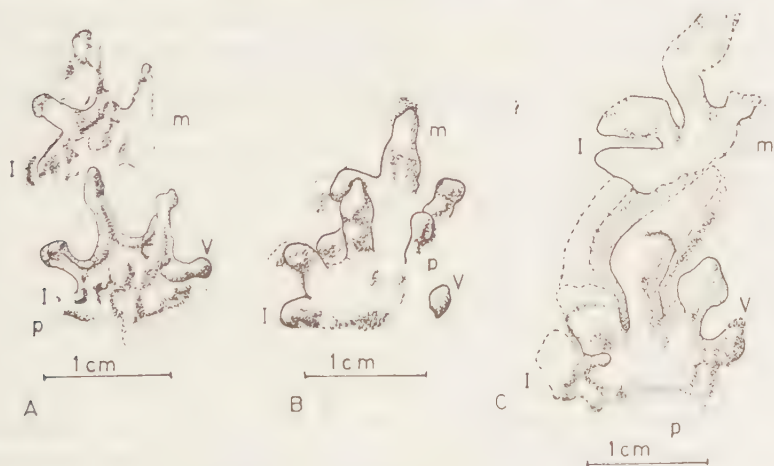


Abb. 47: *Salamandra salamandra*, zusammengehörende Hand- und Fußbeindrücke, Sediment: A) Silt, angetrocknet, B) Wasserbedeckung, Feinsand mit Ton vermischt, C) völlig trockener, lockerer Feinsand

Jedoch scheinen die hier angedeuteten Längen-Breitenverhältnisse nicht ganz den tatsächlichen Gegebenheiten zu entsprechen. Denn im Durchschnitt beträgt die Handlänge 10,7 mm (Fotopapier 9,0 mm) und die Breite 13,05 (Fotopapier 10,3 mm), hier jedoch wurden für die Länge 10,8 und für die Breite mehr als 15 mm gemessen.

Von den vier Zehen, deren Spitzen etwas undeutlich begrenzt sind, scheint der III. Zeh der längste mit 4,8 mm (im Durchschnitt 5,3 mm,

Fotopapier 5,0 mm) zu sein. Auf ihn folgt in der Reihenfolge der Zeh II mit ca. 4,4 mm (im Durchschnitt 3,4 mm, Fotopapier 4,0 mm). Die Längen der beiden äußeren Zehen lassen sich hier nicht ganz sicher bestimmen, für Zeh IV wird eine Länge von etwas mehr als 3 mm gemessen (im Durchschnitt 3,5; Fotopapier 3,5), für Zeh I ebenfalls um die 3 mm (im Durchschnitt 2,5 mm, auf Fotopapier 2,0 mm).

Der Winkel zwischen Zeh I und IV ist mit 145 Grad recht groß, im Durchschnitt liegt er bei 131 Grad.

Die proximale Sohlenbegrenzung ist wie auch in den meisten anderen Fällen undeutlich; insgesamt wirkt die Handsohle rechteckig. Polster oder Polstergrenzen zeichnen sich nicht ab. Auch zeigen die Zehen keine Einschnürungen, die Rückschlüsse auf die Phalangenzahl zuließen. Die an Zeh II zu beobachtende spitze Endigung scheint auf ein Schleifen der Zehenspitze hinzudeuten.

Kurze Zusammenfassung der morphologischen Kriterien von Hand- und Fußabdruck:

Fuß breiter als lang, pentadactyl, Zeh III am längsten, Zeh V stärker zurückliegend; Zehenkonfiguration "gespreizt-strahlig"; Fußsohle rechteckig bis quadratisch.

Hand ebenfalls breiter als lang, tetradactyl, III. Zeh am längsten. Zehen gespreizt, Handsohle rechteckig, proximale Begrenzung nur undeutlich.

Morphologische Veränderungen in Abhängigkeit von der Sedimentbeschaffenheit: (Abb. 45, 46, 47)

Fußabdruck:

Die Vollständigkeit der Überlieferung hängt bei sandig-tonigem und sandig-siltigem Untergrund im wesentlichen von dem Grad der Durchföhrung ab. Ein nur schwach durchnäßter Untergrund kann dazu föhren, daß vom Zeh I nur die Basis eingedrückt und Zeh V mit seinen Umrissen nur sehr vage angedeutet wird (Abb. 45 A). Die drei mittleren Zehen sind mehr oder weniger vollständig abgebildet, wobei die Zehenspitzen am stärksten betont sind. Die Umrisse der Sohle sind nicht scharf fixiert sondern fließend, in der proximalen Sohlenbegrenzung wird eine Zone schwächerer Belastung als charakteristische, proximal von Zeh III gelegene Einbuchtung sichtbar. Der Winkel, den die Richtungen der Zehen I und V zwischen sich einschließen ist mit 166 Grad sehr groß, generell zeigen die Zehen die charakteristische Spreizung. Durch die starke Abspreizung der Zehen I und V wirkt der gesamte Eindruck erheblich

breiter als lang. Eine Zunahme der Feuchtigkeit bewirkt eine vollständige Überlieferung der Morphologie des Fußes (Abb. 44) mit starker Betonung der Zehenspitzen. Die Vollständigkeit der Sohle und der geringere Winkel I/V lassen den Fuß nicht so breit erscheinen wie in Abbildung 45 A. Bei sehr nassem Untergrund werden nur ganz "verschwommene" Eindrücke überliefert. Der Eindruck ist äußerst schwer und auch unsicher gegen die Umgebung abzugrenzen. Mit einiger Sicherheit sind nur die Zehen I bis III zu erkennen, während IV und V im Eindruck fehlen. Die Spreizung der ersten drei Zehen ist als normal zu bezeichnen. Die Sohlenumrisse sind nur zu ahnen (Abb. 45 B).

Eindrücke, die unter schwacher Wasserbedeckung in einem sandig-tonigem Substrat hinterlassen wurden, zeigen noch die wesentlichen Merkmale. Die Zehen I bis III sind gut zu erkennen, wobei I stärker umgebogen zu sein scheint als unter anderen Bedingungen (Abb. 47 B). Von den Zehen IV und V sind nur die distalsten Abschnitte bzw. nur die Zehenspitzen zu erkennen. Der Winkel zwischen Zeh I und V kann hier rund 180 Grad betragen. Von der Sohle fehlen die proximo-medianen und die proximal von Zeh V gelegenen Bereiche, so daß sie klein und schmal wirkt. Die Spreizung der Zehen II, III und IV scheint normal zu sein. Gegenüber der Sohle sind die Zehenspitzen stärker eingedrückt.

In einer dicken Lage von sehr weichem Ton oder Silt werden Eindrücke hinterlassen, die nicht mehr die eigentliche Morphologie zeigen (Abb. 46 A). Die Eindrücke sind tief, aber es wird im wesentlichen nur der mittlere Fußbereich mit den Zehen II, III und IV überliefert. Die Zehen laufen in spitzen, parallelen "Wülsten" aus und sind nicht eindeutig zu begrenzen. Proximal der Zehen III und IV erscheint die Sohle beinahe eiförmig. Generell wird der länglich ovale Umriß der Eindrücke noch verstärkt durch eine sie median und proximal umgebende morphologische Depression (im Negativ). Diese im Positiv als Sedimentwälle erscheinenden Depressionen dürften durch das Verdrängen bzw. Zusammenschieben des Sedimentes entstanden sein und sind beispielsweise auch bei Eidechsenfahrten in lockerem Sand zu beobachten. Ist der Silt oder Ton nicht mehr weich, aber immer noch plastisch, wird der Fuß mehr oder weniger vollständig abgebildet (Abb. 46 B). Die Eindrucktiefe hängt weitgehend von der Plastizität des Materials ab. Ein oberflächlich glatter, angetrockneter, aber immer noch plastischer Ton oder Silt

zeigt bei normaler Beleuchtung nur die Zehenspitzen als mehr oder weniger deutliche Eindrücke (Abb. 47 A). Unter streifender Beleuchtung zeichnen sich die Umrisse aber noch klar genug ab, ja im Sohlenbereich sind sogar Weichteildetails zu erkennen. Äußerst charakteristisch für diesen Erhaltungstyp sind die bei Salamandra atra bereits erwähnten Grate (im Negativ als Rinnen), die im Metatarsalbereich zwischen den Zehen verlaufen und sich sogar teilweise bis in die Zehen erstrecken. In der Abbildung 47 A verbinden diese Rinnen die Zehen II, III und IV und erstrecken sich in die Zehen II und III, sie zeigen damit die Bereiche größerer Belastung an. Im Sohlenbereich erkennt man hier deutliche Polstergrenzen. Proximal der Zehen II, III und IV müssen kräftige Polster liegen, die dem Metatarsalbereich dieser Zehen zugerechnet werden dürften; proximal davon überdeckt eine zweite Polsterreihe den Tarsus, die sich vielleicht in ein medianes größeres Polster und in laterale, mehr oder weniger getrennte Polster gliedern läßt. Auffallend ist eine deutlich ausgeprägte Furche zwischen dem basalen Abschnitt des V. Zehes und der Sohle, was auf eine relativ große, freie Beweglichkeit dieses Zehes hinweisen könnte.

Zeh V weist hier auch relativ stark nach außen. Die Spreizung der übrigen Zehen scheint weitgehend normal zu sein. Insgesamt erscheinen die Zehen hier, wie auch in den Abbildungen 46 B, C, schlanker als bei sandigem Substrat. Die Erhaltungsformen der Abbildungen 46 B, C können als Übergänge zu der Erhaltungsform der Abbildung 47 A gedeutet werden. Die Abbildung 46 B zeigt den kompletten Fußumriß, Zeh IV allerdings schon sehr dünn. Die Zehenstellung scheint normal zu sein, dagegen ist bei Abbildung 46 C der V. Zeh sehr stark nach außen und Zeh I weit nach innen gerichtet, so daß sie einen Winkel von ca. 180 Grad bilden. Von den übrigen Zehen ist nur II einigermaßen vollständig abgebildet, während III und IV nur mit den distalsten Abschnitten eingedrückt sind. Die proximale Sohlenbegrenzung ist unscharf.

Zum Schluß bleibt noch die Überlieferung in völlig trockenem, lockerem Sand zu besprechen. Wie bei S. atra zeigt sich ein plumper Fußabdruck mit breiten Zehen, deren Spitzen im Negativ nahezu kugelig wirken, die Spreizung ist weitgehend normal, von den Zehen II und III gehen lange, breite Furchen aus. Die Sohle wirkt rechteckig und ist proximal nicht scharf begrenzt.

Handeindrücke:

Wie schon bei Salamandra atra zu beobachten war, sind auch hier die Handeindrücke meist unvollständig überliefert. Die proximalen, proximo-medianen und proximo-lateralen Begrenzungen der Sohle sind entweder undeutlich oder fehlen ganz. Am auffälligsten erscheint die Verschiedenartigkeit der Zehenspreizung auf verschiedenem Untergrund. So sind etwa auf einem feuchten bis nassen sandig-siltigem Untergrund die Zehen II bis IV ganz offensichtlich weniger stark gespreizt (Abb. 45 A) als etwa auf angetrocknetem Silt (Abb. 47 A). Auf festem Untergrund (Karton) sind die Zehen meist stark gespreizt. Die unterschiedliche Spreizung und graduelle Unterschiede in der vollständigen bzw. unvollständigen Überlieferung der Sohle wirken sich unmittelbar auf die Längen- und Breiten-Verhältnisse aus. Der Handeindruck der Abbildung 47 A scheint wesentlich breiter zu sein als etwa in Abbildung 45 A oder auch 45 B.

Kurze Zusammenfassung der konstanten und variablen morphologischen Faktoren:

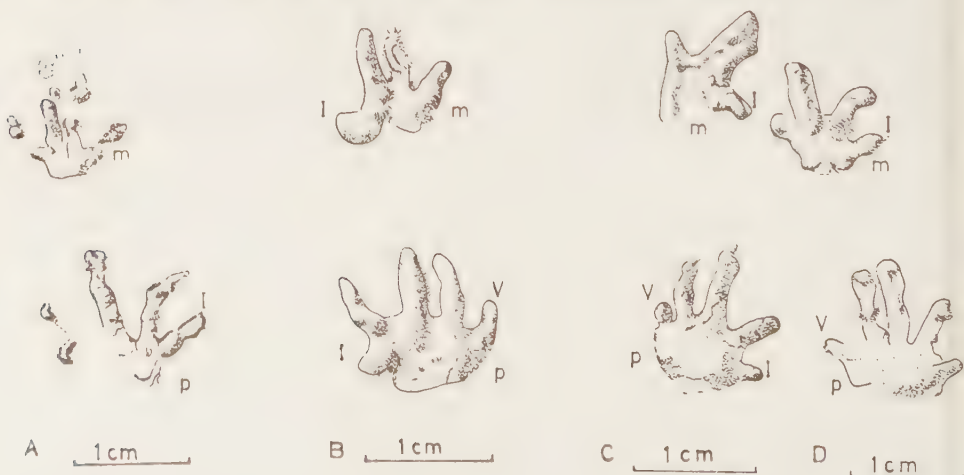
Bei den Fußindrücken ist außer auf sehr weichem Ton immer eine charakteristische Spreizung der Zehen zu beobachten. Stark variieren kann die Form der Sohle, die Palette der möglichen Formen reicht von rechteckig über quadratisch bis zu länglich-oval. Mit der Vollständigkeit bzw. Unvollständigkeit der Sohle ändert sich auch das optische Längen- und Breiten-Verhältnis. Ebenfalls stärkeren Veränderungen unterworfen sind die scheinbaren Breiten der einzelnen Zehen, die je nach Untergrund dick und plump oder dünner und grazil wirken können.

Bei den Handeindrücken zeigen sich auch verschiedene Längen-Breiten-Verhältnisse in Abhängigkeit von der Art der Überlieferung der Sohle. In gewissen Grenzen variieren hier auch die Zehenspreizungen.

2.2.8.3. Triturus cristatus: (Abb. 48, 49; Taf. 3)

Fußeindruck:

Bei Triturus cristatus werden die Fußsohlen etwas schwächer belastet als bei den Salamandern. Aus diesem Grunde liefert ein sandiger Untergrund nicht wie gewünscht ein getreues Abbild des Fußes. Ein weitaus besseres Ergebnis wird auf einem plastisch bis weichen Siltuntergrund erzielt (Abb. 48 C). Hier zeichnet sich der Fuß mehr oder weniger vollständig und mit den annähernd tatsächlichen Längen- und Breitenverhältnissen ab. Die Länge des Eindruckes (11,62 mm) übertrifft die Breite (10,27) nur wenig. Von den fünf Zehen ist III mit knapp 6 mm der längste, gefolgt von Zeh IV mit knapp 5 mm, Zeh II mit wenig mehr als 4 mm. Zeh II ist mehr als doppelt so lang wie Zeh I (1,6 mm), der auch noch durch Zeh V (1,9 mm) an Länge übertrifft wird. Die geschilderten Längenverhältnisse zeigen nicht gerade eine gleichmäßige Längenzunahme der Zehen I bis III an. Die generelle Zehenstellung läßt sich mit der von S. atra vergleichen, Zeh I weist nach innen, von der Richtung des Zehes III um ungefähr 90 abweichend, Zeh II ist ebenfalls stark nach innen orientiert und von der Richtung der Zehen III und IV abgespreizt. Die Zehen III und IV sind einander nahezu parallel orientiert. Zeh V lehnt sich hier eng an IV an und weist nur wenig nach außen, der Winkel I/V



Ab. 48: Triturus cristatus, Hand- und Fußbeindrücke; Sedimentbeschaffenheit: A) Silt, angetrocknet, B) Ton, sehr weich (Hand nicht in natürlicher Position); C) Silt, plastisch bis weich; D) Feinsand mit Silt vermischt, naß.

beträgt nur rund 114 Grad, er kann jedoch je nach Untergrund bis zu 155 Grad erreichen. Der Winkel I/IV beläuft sich auf 106 Grad, II/IV auf 65 Grad. Auf festem Untergrund (Karton) nehmen diese Winkel folgende Werte an: I/V 155 Grad, I/IV 113 Grad, II/IV 68 Grad.

Die Zehenbasen II bis IV liegen auf einem Bogen, von dem I und V etwas abgerückt sind, davon I stärker. Die Fußsohle erscheint rechteckig bis annähernd quadratisch, ihre proximale, proximo-mediane und proximo-laterale Begrenzung ist nicht scharf fixiert. Bereiche geringster Sohlenbelastung scheinen am proximo-medianen Sohlenrand und proximal von Zeh V zu liegen. Gelegentlich zeichnen sich diese Bezirke in der Negativerhaltung als scharfe Furchen ab. Polster bzw. Polstergrenzen zeichnen sich in den Eindrücken nicht mit genügender Deutlichkeit ab. Verschiedentlich treten an den Zehenspitzen Rutschspuren auf, die spitze Zehenendigungen vortäuschen.

Handeindruck: (Abb. 48 C)

Die Hand ist selten ganz vollständig abgebildet. Entweder fehlt die Sohle weitgehend im Eindruck oder die Zehen sind nur teilweise und undeutlich eingedrückt. Der Handeindruck ist mit etwas mehr als 11 mm Länge und einer Breite von 9,4 mm deutlich länger als breit. Die vier Zehen sind weitgehend vollständig eingedrückt, jedoch können unter Umständen die Zehen II und III nicht voneinander getrennt werden. Zeh I ist mit wenig mehr als 2 mm nur halb so lang wie Zeh II mit etwas mehr als 4 mm. Zeh III ist mit Abstand der längste (6 mm), Zeh V ist mit rund 2,5 mm etwas länger noch als Zeh I.

Die beiden äußeren Handzehen sind weiter gespreizt als die entsprechenden Fußzehen, der Winkel I/IV beträgt rund 141 Grad. Durchaus charakteristisch ist die enge Anlehnung der Zehen II und III und die damit verbundene annähernd parallele Ausrichtung.

Die Sohle wirkt hier eher dreieckig als rechteckig oder quadratisch, da der proximo-mediane Sohlenbereich im Eindruck fehlt bzw. nicht deutlich zu begrenzen ist.

Auch im Handeindruck fehlen eindeutige Anzeichen von Polstern oder Polstergrenzen.

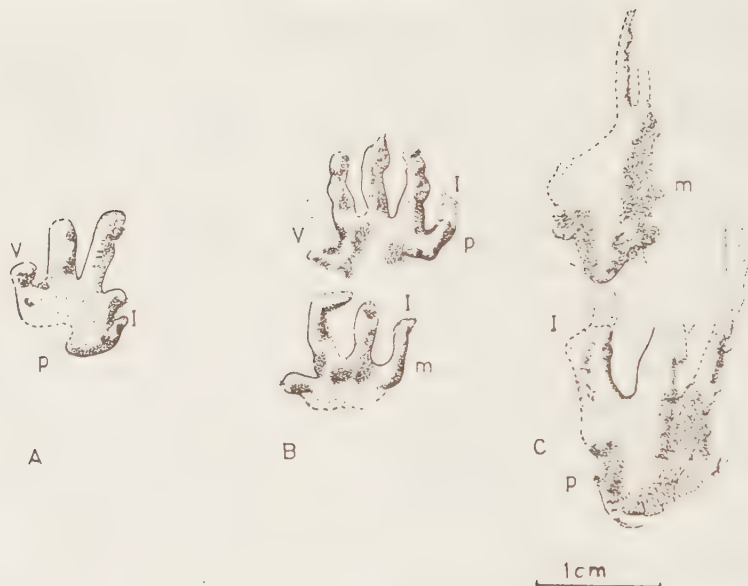


Abb. 49: *Triturus cristatus*, Hand- und Fußeindrücke, Sedimentbeschaffenheit: A) Fußeindruck auf Feinsand mit Tonkomponente; B) Hand- hinter Fußeindruck auf sehr weichem Ton; C) Feinsand mit Silt vermischt, unter Wasserbedeckung erzeugt.

Kurze Zusammenfassung der morphologischen Kriterien von Hand- und Fußeindruck:

Fuß geringfügig länger als breit, pentadactyl und Zeh III am längsten. Die Zehen III und IV können einander nahezu parallel orientiert sein.

Die Fußsohle erscheint rechteckig bis annähernd quadratisch.

Handeindruck: deutlich länger als breit, tetradactyl und Zeh III am längsten. Die Sohle wirkt eher dreieckig als rechteckig oder quadratisch.

Morphologische Änderungen in Abhängigkeit von der Sedimentbeschaffenheit:

Auf einem sandigen Substrat werden keine Eindrücke hinterlassen, wenn es nicht genügend durchfeuchtet und damit nicht weich genug ist. Unter solchen Umständen können jedoch noch Schwanzschleifspuren z.T. recht tief eingedrückt sein. Sind Fußeindrücke sichtbar, so in der Regel ohne oder nur mit äußerst schwachem Sohleneindruck. Dabei kann der proximo-mediane Sohlenbereich noch am deutlichsten abgebildet sein (Abb. 48 D). Es können alle Zehen von I bis V sichtbar sein, bevorzugt werden jedoch die Zehen III und IV, die oft

einander parallel ausgerichtet sind. Überhaupt stellt die Ausrichtung der Zehen neben der Form der Sohle das wichtigste, sich mit der Beschaffenheit des Substrates verändernde morphologische Merkmal dar. Während auf hartem Untergrund (Karton & Fotopapier) die Fußzehen stärker gespreizt sind (Taf. 3) - Winkel I/V kann hier 155 Grad, I/IV 113 Grad und II/IV 68 Grad betragen - ergeben sich für weichen Untergrund entschieden kleinere Winkelmaße. So zeigen beinahe alle Abbildungen eine mehr oder weniger parallele Orientierung von zwei oder drei Fußzehen an, wobei die Winkelbeträge für I/V zwischen 82 und 131 Grad, für I/IV zwischen 61 und 107 Grad und für II/IV zwischen 31 und 66 Grad liegen. Einzig die Abbildung 48 A zeigt eine ausgesprochen divergierende Anordnung der Fußzehen. In diesem Falle war das Substrat, eine dünne Lage Silt, bereits weitgehend angetrocknet, so daß man durchaus von einem annähernd harten, wenig nachgebenden Untergrund sprechen kann. Die Eindringtiefe ist hier äußerst gering, von den fünf Fußzehen sind nur die Zehen I bis III vollständig eingedrückt, IV dagegen nur mit seiner Spitze, während V fehlt. Die Morphologie der Fußsohle ändert sich ebenfalls mit der Beschaffenheit des Substrates, jedoch nicht in dem Maße wie bei Salamandra atra oder Salamandra salamandra, da hier die Sohle generell nur schwach belastet wird. Bei sandigem Substrat läßt sich meist kein Sohleneindruck erkennen oder nur schwach wie etwa in Ab. 49 A; 48 D, bei weichem, tonigem oder siltigem Untergrund kann der Sohleneindruck rechteckig bis quadratisch wirken wie in Abb. 48 B; 49 B. Bei sehr weichem, tonigem oder siltigem Untergrund können in der Negativerhaltung im Sohlenbereich charakteristische Furchen auftreten, die den V. Fußzeh, gelegentlich auch die Fußzehen I und II von der Sohle trennen wie in Abb. 49 B angedeutet. Dies kann sogar so weit gehen, daß die Sohle weitgehend von beiden Seiten eingeeignet wird und ein nach proximal langgestrecktes Erscheinungsbild abgibt. Außerdem können extramorphologische Depressionen proximal der Zehen I und V vorhanden sein, die sicherlich als Sedimentzusammenschiebe bzw. als Verdrängungserscheinungen zu deuten sind. Sehr tiefe Eindrücke in einem sehr nassen und weichem Ton oder Silt lassen in der Regel kaum noch morphologische Einzelheiten erkennen, sondern treten im Negativ nur noch als starke Erhebungen hervor. Die Zehen sind meist nur noch mit ihrer Basis angedeutet, wobei interessant ist, daß die größte Eindringtiefe generell an der Basis der Zehen und insbesondere an der Basis von Zeh III zu liegen scheint. Die Sohle ist

weniger tief eingedrückt und nur unscharf begrenzt. Bei unter Wasserbedeckung erzeugten Triturus cristatus-Fährten wirken die schlecht abzugrenzenden Hand- und Fußindrücke erheblich größer als bei Fährten, die nicht unter Wasserbedeckung zustande kamen. Im Negativ erscheinen die Fußindrücke als meist asymmetrische Erhebung ohne weitgehende morphologische Differenzierungen. Wenn überhaupt, so sind die Zehen II bis IV nur mit ihrer Basis mehr oder weniger deutlich zu erkennen, wobei die größte Eindringtiefe wiederum an der Basis der Zehen zu liegen scheint. Die Sohle erscheint mit dreieckigem Umriss und ist nur am proximo-medialen Rand einigermaßen sicher gegen die Umgebung abzugrenzen, ansonsten sind die Umrissbegrenzungen äußerst unscharf (Abb. 49 C). Die Zehenspitzen können in schwach ausgebildeten "Wülsten" auslaufen.

Die Handindrücke sind größtenteils unvollständiger oder können sogar ganz fehlen. Es besteht auch hier die Tendenz zur parallelen Ausrichtung der beiden inneren Zehen II und III. Im Gegensatz zu den Fußindrücken scheint dies jedoch nicht in größerem Maße von den jeweiligen Untergrundverhältnissen abzuhängen, denn auch auf hartem Untergrund (Fotopapier oder Karton) ist die Spreizung dieser Zehen nicht sehr ausgeprägt, wenngleich eine exakt parallele Orientierung nicht so häufig auftritt, wie auf weicherem Untergrund. Bei nassem, sandig-siltigem Untergrund und bei angetrocknetem Silt sind die Handzehen II und III regelmäßig häufiger gespreizt (vgl. etwa Abb. 48D). Die Zehen I und IV sind wechselnd stark nach innen bzw. außen gerichtet, im Falle der abgebildeten Eindrücke kommen Winkel I/IV von 79 bis 141 Grad, auf hartem Untergrund von 146 Grad vor. Auf sandig-siltigem Untergrund zeigt sich eine größere Belastung der beiden mittleren Zehen, was auch bei den Eindrücken auf angetrocknetem Silt zu erkennen ist (Abb. 48 A).

Die Handsohle kann in ihren Umrissen rechteckig bis quadratisch erscheinen (Abb. 48 D; 49 B), sehr oft jedoch wirkt sie durch den morphologischen Ausfall der proximo-medialen und proximo-lateralen Sohlenbereiche dreieckig, wie dies in Abb. 48 C; Taf. 3 angedeutet wird. Gelegentlich werden auch die proximal der Zehen I und IV gelegenen Sohlenbereiche stärker betont, während Teile des proximal der Zehen II und III liegenden Sohlenabschnittes nicht eingedrückt werden; damit wird die Sohle gewissermaßen in einen proximo-medialen und einen proximo-lateralen Abschnitt geteilt (Abb. 48 B). Auf sehr

weichem siltigem oder tonigem Untergrund sind die Handeindrücke generell äußerst unvollständig oder fehlen überhaupt, das gilt auch für die Schwanzschleifspur.

Kurze Zusammenfassung der morphologischen Veränderungen:

Fußbeindrücke: Zehenspreizung stark vom jeweiligem Untergrund abhängig, bei hartem Untergrund stärker gespreizt, bei weichem Untergrund sind zwei oder drei Zehen nahezu parallel orientiert. Fußsohle schwach belastet, bei vollständiger Erhaltung rechteckig bis quadratisch, auf weichem siltigem oder tonigem Untergrund kann die Sohle durch proximal der Zehen I und V verlaufende Furchen eingeengt werden, auf sandigem Untergrund fällt bevorzugt der laterale Sohlenbereich aus.

Handeindrücke: Zehen II und III oft parallel, nicht in dem Maße untergrundabhängig wie bei den Fußbeindrücken. Die Spreizung der Zehen I und IV stark variabel. Handsohle bei vollständiger Erhaltung rechteckig bis quadratisch, öfters dreieckig durch Ausfall innerer und äußerer Sohlenbereiche. Gelegentlich auch Teilung der Sohle durch stärkere Belastung der proximo-medianen und proximo-lateralen Bezirke.

2.2.8.4. Triturus alpestris: (Abb. 50)

Vorbemerkungen:

Bedingt durch das geringe Körpergewicht werden Eindrücke nur auf relativ weichem, nachgiebigem Sediment Überliefert. Die morphologisch besten Ergebnisse wurden auf einem weichen, nassem Silt, dem etwas Feinsand beigemischt wurde, erzielt (Abb. 50 B).

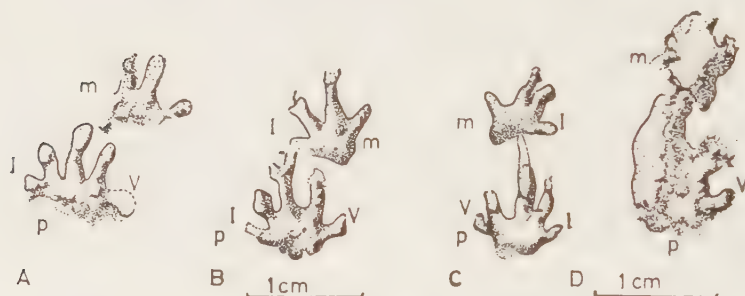


Abb. 50: *Triturus alpestris*, Hand- und Fußeindrücke; Sediment: A-C) Silt mit Feinsand vermischt, naß, weich; D) Feinsand mit Silt vermischt, unter Wasserbedeckung erzeugt.

Fußeindruck:

Je nach Spreizung der Zehen ist der Fußeindruck etwas breiter als lang. Die Fußlänge liegt zwischen 8 und 8,6 mm, die Breite zwischen 7,6 und 9,7 mm. Von den fünf Zehen übertrifft Zeh III mit durchschnittlich 4,3 mm Länge die anderen deutlich, der nächstlängere ist Zeh IV mit rund 3,3 mm; Zeh II ist nur wenig kürzer mit 3,2 mm Länge. Von den beiden äußeren Zehen ist Zeh V der längste mit durchschnittlich 1,8 mm, Zeh I mißt knapp 1,5 mm. Die mittleren drei Zehen sind nur schwach gespreizt, der Winkel II/IV liegt zwischen 34 und 42 Grad, wobei Zeh II schwach nach innen zeigt und Zeh III und IV nahezu parallel orientiert sind. Die Richtungen der Zehen I und V wechseln stärker, so kann Zeh I mehr oder weniger deutlich nach innen, Zeh V dagegen nach außen gerichtet sein, die Winkelwerte betragen zwischen 119 und 163 Grad.

Die Zehenbasen II, III und IV liegen auf einem Bogen, von welchem die Basen der Zehen I und V nach proximal zurückversetzt sind.

Bei vollständiger Überlieferung erscheint die Fußsohle wohl eher

subquadratisch als rechteckig. Ihr medio-lateraler bzw. proximaler Rand kann stark "gegliedert" sein, was eventuell auf das Vorhandensein kräftiger Sohlenpolster schließen läßt. An den Zehen zeigen sich gelegentlich Einschnürungen, die auf Phalangenpolster zurückzuführen sein könnten, ein Schluß auf die Phalangenzahl ist jedoch nicht möglich. Die Zehen enden mehr oder weniger rund und sind oft kräftig eingedrückt. Verschiedentlich können sie in Schleifspuren spitz zulaufen.

Handeindruck:

Der Handeindruck ist nur geringfügig kleiner als der Fußeindruck. Auch bei größerer Spreizung der Zehen übertrifft die Länge (8,0 mm) die Breite (7,0 mm). Von den vier Zehen ist Zeh III am längsten (4 mm), gefolgt von II (2,8 mm) und IV (2,0 mm). Zeh I ist mit Abstand der kürzeste (1,7). Zeh I zeigt nach innen, Zeh IV nach außen, der Winkel I/IV beträgt zwischen 116 und 123 Grad. Zeh II ist meist nach innen geneigt, Zeh III kann parallel zur Fortbewegungsrichtung oder bei Einwärtsdrehung der gesamten Hand nach innen gerichtet sein. Die Zehen II und III können einander nahezu parallel orientiert oder leicht gespreizt sein.

Die Handsohle läuft in den Abbildung 50 B, C nach proximal konisch zu, so daß die gesamte Sohle dreieckig wirkt, ihre Begrenzungen können recht deutlich sein. Anzeichen von Sohlen- bzw. Phalangenpolstern sind nicht vorhanden. Die Zehen enden stumpf.

Kurze Zusammenfassung der morphologischen Kriterien von Hand- und Fußeindruck:

Fußeindruck geringfügig breiter als lang, pentadactyl und Zeh III am längsten. Die Zehen III und IV können einander parallel orientiert sein. Bei vollständiger Überlieferung erscheint die Fußsohle subquadratisch. Handeindruck länger als breit, tetradactyl und Zeh III am längsten. Die mittleren Zehen II und III sind entweder leicht gespreizt oder einander nahezu parallel orientiert. Die Handsohle kann verschiedentlich dreieckig wirken.

Morphologische Veränderungen der Hand- und Fußedrücke in Abhängigkeit von dem jeweiligen Untergrund.

Hier werden in erster Linie Eindrücke bzw. Abdrücke einander gegenübergestellt, die auf relativ weichem, sehr weichem und festem Untergrund erzeugt wurden.

Fußedrücke:

Die wesentlichsten morphologischen Unterschiede zwischen Fußab-

drücken auf festem Untergrund (Karton) und Fußindrücken in einem mehr oder weniger weichen Substrat sind in den absoluten Werten für den Grad der Zehenspreizung zu sehen. Während auf weicherem Untergrund die mittleren Zehen II, III und IV nur schwach gespreizt sind - der Winkel zwischen II und IV kann zwischen 34 und 42 Grad betragen - werden diese Zehen auf festem Untergrund etwa doppelt so stark gespreizt, der Winkel II/IV kann durchaus bis 90 Grad betragen. Auch die äußeren Zehen I und V werden relativ stärker abgespreizt, Winkel I/V kann 180 Grad erreichen (vgl. Abb. 34 B, S. 130). Neben diesen Auswirkungen auf die Zehenspreizungen kommt es durch weicherer Sediment auch zu einer Beeinflussung der Sohlenmorphologie. In Abbildung 50 A-C sind die wichtigsten Stadien dargestellt. Je nach dem Grad der Beteiligung verschiedener Sohlenpartien am Eindruck kommt es zu insgesamt rechteckig wirkenden Fußindrücken mit gedrunen rechteckiger Sohle (Abb. 50 A). Bei stärkerer Beteiligung proximaler Sohlenabschnitte wirkt der Gesamteindruck quadratischer mit subquadratischer (Abb. 50 B) oder mehr rechteckiger Fußsohle (Abb. 50 C). Dagegen sind Fußindrücke in sehr weichem Sediment morphologisch weitestgehend verfremdet (Abb. 50 E). Hier macht sich eine beginnende Trennung zwischen Fußsohle und Zehen bemerkbar, außerdem werden infolge der Parallelstellung der mittleren Fußzehen und infolge eines Schleifens dieser Zehen über das Sediment Furchen ausgezogen, die proximal nahezu parallel verlaufen, distal aber konvergieren. In der Negativerhaltung des Gipsabgusses treten diese Furchen als Leisten mit dazwischenliegenden Mulden mehr oder weniger stark hervor. Insgesamt wirkt der Fuß Eindruck dadurch und durch die proximal auch eiförmig gerundete Sohle langgezogen oval. Unter Wasserbedeckung dagegen werden Fußindrücke erzeugt, die überproportional größer sind als unter normaleren Bedingungen erzeugte und kaum noch morphologische Einzelheiten erkennen lassen (Abb. 50 D). Charakteristisch ist hier ein starkes Belastungsgefälle von median nach lateral, d.h. die Eindrücke sind an ihrem Innenrand sehr viel tiefer eingedrückt als am Außenrand.

Handeindrücke:

Für die Handeindrücke gilt im wesentlichen dasselbe wie für die Fußindrücke. Auch bei ihnen ist die Zehenspreizung auf festerem Untergrund bedeutend größer, was vor allem auf die mittleren

Zehen II und III zutrifft. Auf weicherem Untergrund zeigt die Handsohle entweder eine dreieckige (Abb. 50 B, C) oder eine mehr gedrunken rechteckige Form (Abb. 50 A). Die in sehr weichem Silt erzeugten Handeindrücke zeigen eine für sehr weiches Sediment charakteristische Trennung von Sohle und Zehen und eine proximal eiförmig gerundete Sohle. Dagegen lassen die unter Wasserbedeckung erzeugten Handeindrücke keine morphologischen Einzelheiten erkennen.

Bemerkung:

Die in Abbildung 50 A, C dargestellten unterschiedlichen Sohlenformen sind wohl in erster Linie auf unterschiedliche Konsistenz des Sedimentes infolge von Inhomogenitäten zurückzuführen, keinesfalls aber auf eine Änderung des Lokomotionsmodus.



Abb. 50 E: *Triturus alpestris*, zusammengehöriger Fuß- und Handeindruck, Sediment: Silt, sehr weich.

2.2.8.5. Triturus vulgaris

Vorbemerkungen:

Die geringe Körpergröße und das damit verbundene geringe Gewicht hatte zur Folge, daß *Triturus vulgaris* nur Fährten in einem stark siltigen und weichen Substrat hinterließ. In einem stärker sandigen Sediment wurden in der Regel keine Abdrücke erzeugt, so daß kaum eine Möglichkeit bestand, die Sedimentbeschaffenheit entscheidend zu verändern. Dementsprechend eingeschränkt ist auch die zu beobachtende morphologische Variationsbreite.

Fußeindruck: (Abb. 51)

Der Fußeindruck ist erheblicher breiter als lang. Aus den Abbildungen 51 lassen sich für die Länge 6,8 bis 7,7 mm und für die Breite ca. 8,5 mm ermitteln. Auf Karton dagegen beträgt die Fußlänge nur etwa 6,3 mm. In günstigen Fällen sind von den fünf Zehen alle, wenn auch nur mehr oder minder vollständig, im Eindruck zu erkennen (vgl. Abb. 51 C). Soweit die Zehenlängen aus den Eindrücken zu bestimmen sind, ist der mittlere Zeh III mit Abstand der längste (ca. 4,3 mm), gefolgt von Zeh II (ca. 3,4 mm), Zeh IV scheint erheblich kürzer (ca. 2,8 mm) als Zeh II zu sein. Der innerste Zeh I erscheint so lang wie der äußerste Zeh V (1,1 mm). Die Zehenbasen II, III und IV liegen auf einem flachen Bogen, von dem die Basen der Zehen I und V nach proximal abgesetzt sind. Die Zehenspreizung scheint recht stark zu sein, Zeh I ist immer nach innen, Zeh V immer nach außen gerichtet, die übrigen Zehen nehmen folgende Richtungen ein: Zeh II kann mehr oder weniger stark nach innen geneigt sein, Zeh III zeigt meist gerade nach vorne und Zeh IV wechselnd stark nach außen. Aus den Abbildungen läßt sich für den Zehenwinkel IV eine Spannbreite zwischen 95 und 153 Grad ermitteln, Zehenwinkel I/V kommt beinahe an 180 Grad heran.

Der Sohlenumriß wirkt rechteckig, die Sohlenbegrenzungen sind nur unscharf fixiert. Der proximale Sohlenrand ist nicht gerade, sondern nach distal vorgewölbt, besonders proximal von Zeh III kann eine mehr oder weniger scharfe Einbuchtung zu erkennen sein. Sohlen- oder Phalangenpolster sind nicht zu erkennen. Die Zehen enden stumpf, können aber durch Gleitspuren stark verlängert erscheinen.

Handeindruck:

Leider zeigen die Handeindrücke meist nur ein recht unvollständiges Abbild der Hände, lediglich auf schwarzem Karton zeichnete sich ein einigermaßen vollständiger Handabdruck ab.

Ganz offensichtlich ist der Handeindruck - im Gegensatz zum Fußeindruck - etwas länger (ca. 7,2 mm) als breit (ca. 6,3 mm). Von den vier Zehen ist Zeh III am längsten (3,7 mm), gefolgt von II (2,7 mm), I (2,2) und IV (1,9 mm). Die Zehenbasen II, III und IV scheinen auf einem Bogen zu liegen, von welchem die Basis des Zehes I nach proximal abgerückt ist. Die Zehen sind weitgehend den Fußzehen parallel ausgerichtet, d.h. die Zehen I und II weisen nach innen, Zeh III gerade nach vorn oder leicht nach außen, Zeh IV dagegen zeigt immer nach außen. Der Winkel, den die Zehen I und IV einschließen, kann bis 180 Grad betragen.

Die Sohle wirkt rechteckig bis subquadratisch und ist meist nur undeutlich begrenzt. Anzeichen von irgendwelchen Sohlen oder auch Phalangenpolstern sind nicht vorhanden. Die Zehen enden rund und sind gelegentlich in Gleit- oder Schleifspuren verlängert.

Kurze Zusammenfassung der morphologischen Kriterien von Hand- und Fußeindruck:

Füßeindruck erheblich breiter als lang, pentadactyl und Zeh III am längsten. Die Zehen III und IV können stark gespreizt sein. Die Sohle ist von rechteckiger Gestalt. Handeindruck länger als breit, tetradactyl und Zeh III am längsten. Die Handzehen sind meist gespreizt. Die Handsohle wirkt rechteckig bis subquadratisch.

Morphologische Veränderungen in Abhängigkeit von der Sedimentbeschaffenheit: (Abb. 51 A-C)

Füßeindruck:

Allgemein gilt, daß bei dem geringen Körpergewicht dieses Tieres Füßeindrücke ohnehin nur durch relativ weiches, stark toniges oder siltiges Substrat überliefert werden. Ist das Sediment allerdings zu weich, kommt es zu ganz charakteristischen morphologischen Veränderungen, wie sie auch bei allen anderen Schwanzlurchen zu beobachten sind. In der Negativerhaltung des Gipsabgusses äußert sich dies dadurch, daß die Zehen durch tiefe Furchen von der Sohle getrennt werden (Abb. 51 A); bezeichnend ist, daß diese Furchen nahezu den gleichen Verlauf zeigen wie die proximale Sohlenbegrenzung. Wie auch bei *Triturus cristatus* oder auch *Salamandra atra* induziert sehr weiches Sediment eine Parallelstellung der mittleren

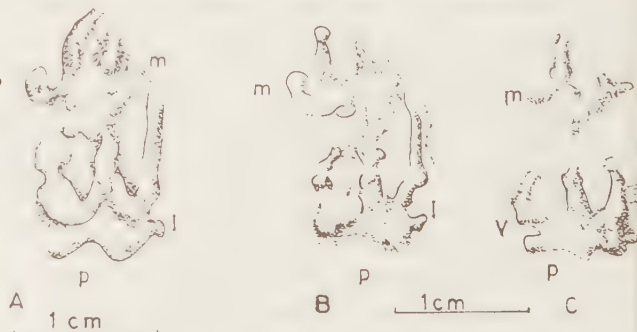
drei Zehen, dagegen wird der Winkel den Zeh I und V einschließen, kaum durch den Sedimentzustand beeinflusst. Auch auf festem Untergrund können die Zehen III und IV parallel gestellt sein, in der Regel weist Zeh IV hier jedoch stärker nach außen. Charakteristisch für weiches Sediment ist die Verlängerung der Zehen in Form von Gleitspuren, dies kann so weit gehen, daß die wahren Zehenlängen nicht mehr zu erkennen sind. Die Form der Fußsohle unterliegt kaum morphologischen Umgestaltungen, wohl aber ihre proximale Begrenzung. Diese kann, wie in Abbildung 51 B, weit geschwungen sein bzw. mehr oder weniger scharf nach distal vorspringend eingebuchtet sein wie in den Abb. 51 A, C.

Handeindrücke:

Bei den Handeindrücken ist es sehr schwierig, die ganze Spannbreite der morphologisch möglichen Veränderungen zu erfassen, denn auf weichem Substrat sind sie meist äußerst unvollständig und auf festerem Untergrund werden sie gar nicht überliefert. In der Regel werden eher die äußeren Handbereiche mit den Zehen III und IV überliefert (Abb. 51 A, B) als die inneren (Abb. 51 C). Offenbar ist die Handsohle stärkeren morphologischen Umgestaltungen unterworfen als die Fußsohle. Sie kann - je nach dem Grad ihrer Vollständigkeit - quadratischer wirken, wie dies in Abb. 51 A schemenhaft zu erkennen ist oder rechteckiger (Abb. 51 B). Der Grad der Zehenspreizung scheint nicht zu sehr von der Sedimentbeschaffenheit abzuhängen, denn auch auf festem Untergrund (Karton) können die Zehen I und IV wechselnd stark gespreizt sein, bzw. die mittleren Zehen II und III können divergieren oder parallel gestellt sein. Allerdings ist die Parallelstellung relativ selten.

Insgesamt gesehen, sind die Handeindrücke auf weichem bis sehr weichem Substrat immer unvollständiger als die Fußbeindrücke.

Abb. 51: Triturus vulgaris, Sediment:
A) Silt, sehr weich,
B) und C) Silt mit
Feinsand vermisch,
naß, weich.



2.2.8.6. Triturus helveticus: (Abb. 52 A, C)

Vorbemerkungen:

Wie schon bei *T. vulgaris* werden auch bei *Triturus helveticus* Fährten nur durch ein siltiges oder toniges und weiches Substrat überliefert. Deshalb ist auch hier kaum eine morphologische Spannbreite in Abhängigkeit von der Sedimentbeschaffenheit zu erkennen.

Fußeindruck: (Abb. 52 A):

Bei vollständiger Erhaltung wirken die Fußeindrücke quadratischer als die der übrigen Molche. In der Abbildung 52 A betragen die Fußlänge wie Fußbreite ca. 5,7 mm. Der Fußeindruck läßt in günstigen Fällen alle fünf Zehen erkennen, wovon Zeh III am längsten ist (ca. 1,7 mm), der nächstlängste ist Zeh IV (1,5 mm), gefolgt von II (1,4 mm) und V (1,1 mm); der mit Abstand kürzeste ist der I. Zeh, dessen Länge noch nicht einmal einen Millimeter beträgt. Wie bei den übrigen Molchen liegen die Zehenbasen II, III und IV auf einem Bogen, von dem die Basen der Zehen I und V etwas nach proximal abgesetzt sind. Die Zehen I und V zeigen in entgegengesetzte Richtung: Zeh I nach innen oder sogar leicht nach hinten - entgegen der Fortbewegungsrichtung -, Zeh V nach außen. Der Zehenwinkel I/V beträgt somit 180 Grad oder mehr. Zeh II kann leicht nach innen geneigt sein, Zeh III ist entweder mehr oder weniger parallel zur Mittellinie ausgerichtet oder zeigt leicht nach außen, Zeh IV dagegen ist meist nach außen geneigt, die Zehenwinkel I/IV können bis 160 Grad betragen.

Der Sohlenumriß erscheint bei vollständiger Erhaltung subquadratisch, die Sohlenbegrenzungen sind etwas deutlicher als bei *T. vulgaris*. Sohlen- bzw. Phalangenpolster zeichnen sich nicht ab. Die Zehen enden rund, sie können gelegentlich in Gleitspuren auslaufen, was insbesondere für die Zehen II und III zutrifft.

Handeindruck:

Die Handeindrücke sind meist äußerst unvollständig erhalten. Lediglich auf schwarzem Karton sind mehr oder weniger vollständige Abdrücke zu erkennen. Bei vollständiger Überlieferung ist der Handeindruck etwas breiter (4,5 mm) als lang (3,6 mm). Von den vier Zehen ist der III. offensichtlich der längste (ca. 1,5 mm). Im übrigen sind die Zehenlängen nicht genau festzulegen. Die

Spreizung und Ausrichtung der Zehen ist ähnlich wie bei den Fußzehen; Zeh I zeigt nach innen, Zeh IV nach außen (Winkel I/IV bis 180 Grad), Zeh II kann nach innen geneigt sein und Zeh III

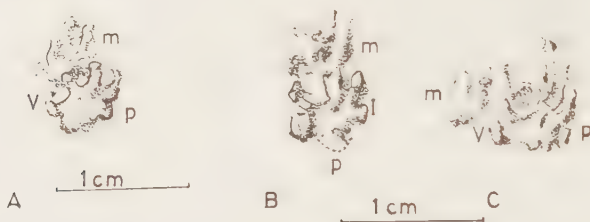


Abb. 52:

Triturus helveticus, Sediment: Silt mit Feinsand vermischt, naß; B) und C) Silt, weich.

kann parallel zur Fortbewegungsrichtung orientiert sein. Verschiedentlich ist aber die Hand so stark nach innen gedreht, daß Zeh IV gerade nach vorne zeigt und Zeh III zur Mittellinie geneigt ist. Der Sohlenumriß kann als subquadratisch bezeichnet werden. Über Sohlen- und Phalangenpolster sind keine Aussagen möglich; die Zehen enden rund.

Kurze Zusammenfassung der morphologischen Kriterien von Hand- und Fußeindruck:

Fußeindruck nahezu quadratisch, pentadactyl und Zeh III am längsten. Die Zehen III und IV sind teilweise stark gespreizt. Bei vollständiger Erhaltung wirkt der Sohlenumriß nahezu subquadratisch.

Handeindruck breiter als lang, tetradactyl und Zeh III am längsten. Die Handzehen sind meist stark gespreizt. Die Handsohle ist von subquadratischer Gestalt.

Morphologische Änderungen in Abhängigkeit von der Sedimentbeschaffenheit:

Fußeindruck:

In den untersuchten Fällen (Abb. 52) ist die Sedimentbeschaffenheit kaum verschieden. Zum einen wurde Silt mit etwas Feinsand benutzt (Abb. 52 A), zum anderen wurde reiner Silt benutzt (Abb. 52 B, C). Dementsprechend gering sind auch die morphologischen

Unterschiede. Der Fußabdruck in Abbildung 52 A wirkt insgesamt etwas kleiner als in 52 B; außerdem ist auch der proximale Sohlenanteil zu erkennen, so daß die Sohle gegenüber Abbildung 52 B quadratischer wirkt.

In einem Falle (Abb. 52 C) war das Sediment relativ weich, was sich in Gleitspuren wie auch in ungefährer Parallelstellung der Zehen II und III äußert. Hier tritt im wesentlichen nur noch Zeh II einigermaßen deutlich hervor, während die Übrigen nur andeutungsweise zu erkennen sind, wie auch von der Sohle nur die distaleren Abschnitte eingedrückt sind.

Wird das Sediment noch weicher, werden die Fußindrücke nur noch als unregelmäßige Erhebungen (im Negativ) ohne irgendwelche morphologische Einzelheiten überliefert. Was die Spreizung und Ausrichtung der Zehen anbelangt, so scheint die Sedimentbeschaffenheit einen direkten Einfluß nur auf die Zehen II und III auszuüben, die sich zunehmend einander parallel ausrichten, während die übrigen Zehen weitgehend normal gespreizt bleiben.

Handeindruck:

Die Handeindrücke sind meist unvollständig überliefert, so daß keine Aussagen über morphologische Veränderungen möglich sind.

2.2.8.7. Morphologische Unterschiede zwischen den Urodelen-Arten

Unterschiede zwischen *S. atra* und *S. salamandra*:

Morphologische Unterschiede liegen in der bei *S. atra* immer wieder zu beobachtenden nahezu parallelen Anordnung der Fußzehen III und IV. Zwar zeigt *S. atra* auf hartem Untergrund (Karton, Fotopapier) auch eine stärkere Spreizung dieser Zehen, auf weicherem Untergrund jedoch ist die subparallele bis parallele Anordnung sehr oft zu verzeichnen, während bei *S. salamandra* eine solche Anordnung höchstens unter ganz extremen Bedingungen zu beobachten ist. Stärker als bei *S. salamandra* können bei *S. atra* auch die Richtungen variieren, nach denen der Fußzeh I ausgerichtet ist. Außerdem scheint bei *S. atra* der Handeindruck dem Fußdruck stärker parallel orientiert zu sein als bei *S. salamandra*. Den genannten Kriterien kann jedoch kaum ein taxonomischer Rang zugestanden werden, da sie in erheblichem Umfange entweder von der Beschaffenheit des Substrates oder vom Lokomotionsmodus abhängig sind.

Unterschiede zwischen Salamandern und Molchen:

Die meisten Molche sind durch ihre geringeren Hand- und Fußlängen relativ leicht von den Salamandern zu unterscheiden. Lediglich *T. cristatus* reicht mit seinen Hand- und Fußlängen am nächsten an die Salamander heran. Dem Bearbeiter bietet sich hier eine Möglichkeit zu einer provisorischen Trennung der Arten anhand der Längen- und Breitenverhältnisse. Dieses Verfahren ist deshalb nur provisorisch zu nennen, da die absolute Breite speziell der Fußdrücke von dem Grad der Zehenspreizung abhängt und diese wiederum von der Beschaffenheit des Substrates. Unter Berücksichtigung dieser Tatsachen kann folgendes festgestellt werden: Die Hand- und Fußdrücke der beiden Salamander wirken meist breiter als lang, während die von *T. cristatus* etwas länger als breit erscheinen.

Generell bereitet die Unterscheidung zwischen *Salamandra salamandra* und *Triturus cristatus* wenig Schwierigkeiten, denkt man etwa an die "strahlige" Fußzehenkonfiguration bei *S. salamandra* im Gegensatz zu der häufigen parallelen Ausrichtung der mittleren Fußzehen bei *Triturus cristatus*. Schwieriger wird eine Trennung zwischen *S. atra* und *T. cristatus*, da die beiden Arten in diesem Merkmal durchaus übereinstimmen können. Sieht man davon ab, daß *S. atra* und *T. cristatus* in verschiedenen Lebensräumen vorkommen, so ist die sicherste Unterscheidung immer noch die nach dem Hand-Fuß-Abstand, der bei *T. cristatus* generell größer ist. Gewisse morphologische Unterschiede

sind in der Ausbildung der Handeindrücke zu erkennen: die Handeindrücke von T. cristatus wirken vielfach "zierlicher", die mittleren Zehen sind häufiger parallel orientiert und die proximale Begrenzung ist schmaler (bis dreieckig) als bei S. atra.

Unterschiede innerhalb der Molche

Die morphologischen Unterschiede innerhalb der Gattung Triturus sind, abgesehen von den Größenunterschieden, sehr gering. Eine provisorische Trennung der Arten scheint nach den Längen-Breitenverhältnissen möglich zu sein:

T. cristatus = Fuß- und Handeindruck länger als breit

T. alpestris = Fußeindruck breiter als lang, Handeindruck länger

T. vulgaris = wie T. alpestris als breit

T. helveticus = Fußeindruck quadratisch, Handeindruck breiter als lang.

Außerdem ist bei T. cristatus die auffallende Parallelstellung der mittleren Fuß- und Handzehen öfter zu beobachten als bei den übrigen Molchen.

Im weitesten Sinne kann man den Abstand von Hand- zu Fußindrücken als morphologisches Kriterium auffassen. Danach ergibt sich eine weitere Unterscheidungsmöglichkeit: die Abstände zwischen den Hand- und Fußindrücken nehmen in der Reihenfolge von T. cristatus, T. alpestris und T. vulgaris bis hin zu T. helveticus ab, bei dem somit der Fußeindruck am dichtesten hinter dem Handeindruck zu liegen kommt. Weiterhin fällt auf, daß die Handeindrücke bei T. cristatus und T. alpestris vermutlich infolge des höheren Körpergewichtes vollständiger überliefert werden als bei T. vulgaris und helveticus.

Bei einer kritischen Sichtung der Ergebnisse muß festgestellt werden, daß es keine eindeutigen morphologischen Unterscheidungskriterien innerhalb der Familie Salamandridae gibt. Sämtliche aufgeführten Kriterien sind bis zu einem gewissen Grade von der Beschaffenheit des Substrates abhängig. Am brauchbarsten für eine Trennung der Arten sind die Hand-Fuß-Abstände und vielleicht noch die Tendenzen in den Zehenkonfigurationen. Unterschiede in den absoluten Meßwerten für die Zehenwinkel sind nur dann für eine Artunterscheidung heranzuziehen, wenn die Daten auf repräsentativen Querschnitten verschiedener Populationen basieren, andernfalls ist die Gefahr von Fehlinterpretationen zu groß. Abschließend kann gesagt werden, daß von einer Zuordnung von rezenten Urodelen-Fährten zu bestimmten Taxa allein nach morphologischen Kriterien abzuraten ist.

2.2.8.8. Lacerta sp.: (Abb. 53, 54, 55)

Vorbemerkungen:

Für eine vollständige morphologische Beschreibung müssen mehrere Eindrücke berücksichtigt werden, weil einzelne Eindrücke, das gilt besonders für die Fußindrücke, mehr oder weniger unvollständig sind. Die besten Ergebnisse wurden auf einem weichen, siltig-sandigen Substrat erzielt (Abb. 40 A, B), aber auch auf nassem Feinsand kommt insbesondere die Morphologie des Handeindruckes noch recht gut zur Geltung (Abb. 40 C).



Abb.: 53

Lacerta sp., zusammengehörige Hand- und Fußindrücke, Sediment:
A-B) Silt mit Feinsand vermisch, weich; B) Feinsand, naß

Fußeindruck: (Abb. 53, 54, 55)

Der fünfzehige Fußeindruck ist länger als breit (17,1 mm zu 13,8 mm). Die Zehenlängen scheinen von Zeh I bis Zeh IV recht gleichmäßig anzusteigen, Zeh V ist meist nicht in ganzer Länge eingedrückt. Über die absoluten Zehenlängen sind anhand der Eindrücke keine sicheren Aussagen möglich, da sich die Basis der Zehen nicht festlegen läßt. Die mehr oder weniger parallel gestellten Zehen II, III und IV bilden eine Einheit, von der Zeh I leicht nach innen weist, Zeh V weit zurückliegt und hakenförmig nach außen gebogen ist; Winkel I/V ca. 128 Grad, I/IV ca. 24 bis 60 Grad. Die längsten Zehen II und III können distal leicht nach innen gebogen sein.

Die Zehen enden gelegentlich spitz, aus den Eindrücken läßt sich aber nicht mit Sicherheit auf die tatsächlich vorhandenen spitzbekrallten Endphalangen schließen.



Abb. 54: *Lacerta* sp. zusammengehörige Fuß- und Handeindrücke, Sediment: A-B) Feinsand, naß; C) Silt, weich

Die Fußhaltung ist eher als semiplantigrad denn als plantigrad zu bezeichnen. Aus diesem Grunde wird die Fußsohle nur gering belastet und erscheint meist unvollständig oder gar nicht im Eindruck. Sie wirkt, begrenzt durch die Basen der Zehen I bis IV einerseits und V andererseits, langgestreckt schmal und rechteckig (Abb. 54 C). In dieser Abbildung sind auch andeutungsweise die Zehenbasen I bis V zu erkennen, davon liegen die Basen der Zehen I bis IV annähernd auf einer Linie, von welcher die Basis Zeh V weit zurückversetzt ist.

Handeindruck:

Vielfach sind die Handeindrücke vollständiger als die Fußeindrücke (vgl. Abb. 53 B, 54 B). Sie sind mit 10 bis 12 mm Länge erheblich kürzer als die Fußeindrücke und wirken je nach Spreizung der Zehen so breit wie lang oder geringfügig breiter. Wie beim Fuß Eindruck sind auch beim Handeindruck fünf Zehen zu erkennen, die an Länge von I nach IV einigermaßen gleichmäßig zunehmen. Im Falle des

größeren Tieres wurden anhand der Handeindrücke folgende Zehenlängen ermittelt: Zeh I 3,3 mm; Zeh II 4,7 mm; Zeh III 6,1 mm; Zeh IV 7,5 mm und Zeh V ? 5,2. Die Basen der Zehen I bis IV sind mehr oder weniger auf einer Linie angeordnet, von der die Basis von Zeh V weit nach proximal abgerückt ist. Die Spreizung der Zehen ist recht unterschiedlich, die Zehen I bis III können nahezu parallel orientiert sein, während Zeh IV leicht nach außen weist und



Abb. 55: *Lacerta* sp., Hand- und Fußeindrücke in lockerem, trockenem Feinsand: A) das kleinere Tier, B) das größere Tier.

Zeh V rechtwinklig nach außen abgespreizt ist: Winkel I/IV 35 Grad, I/V 111 Grad (Abb. 53 B). Oder die Zehen I und II sind nach innen geneigt, III und IV nahezu parallel und V weist nach außen: Winkel I/IV ca. 80 Grad; I/V ca. 106 Grad (Abb. 54 B).

Die Handhaltung zeigt stärker plantigrade Tendenz als die Fußhaltung, deshalb zeichnet sich die Handsohle etwas besser ab. Sie erscheint klein und annähernd rechteckig bis quadratisch, ihre proximale Begrenzung ist meist nicht festzulegen.

Hinweise auf spitzbekrallte Endphalangen geben gelegentlich spitz endende Zehen, jedoch mit aller Sicherheit kann dies nicht aus den Eindrücken abgeleitet werden.

Kurze Zusammenfassung der morphologischen Kriterien von Hand- und Fußeindruck:

Fußeindruck länger als breit, pentadactyl und Zeh IV vermutlich am längsten. Die Zehen I bis III können eine morphologische "Einheit" bilden, von der Zeh IV schwach und Zeh V stark abgesetzt ist. Die Fußsohle wirkt langgestreckt schmal und rechteckig. Der Handeindruck ist je nach Zehenspreizung so breit wie lang oder geringfügig breiter, pentadactyl und Zeh IV am längsten. Zeh IV kann leicht nach außen weisen und Zeh V ist meist rechtwinklig nach außen abgespreizt. Die Sohle ist klein und annähernd rechteckig bis subquadratisch.

Morphologische Änderungen durch verschiedene sedimentologische Bedingungen:

Aus den besonderen Belastungsverhältnissen der Füße resultiert eine im Grunde gleichartige Überlieferung der Morphologie auch unter den verschiedensten sedimentologischen Bedingungen. Das heißt, die Fußsohle wird generell nur unvollständig oder nicht abgebildet sein und die Zehen allenfalls mit ihrer Basis und/oder ihrem proximalen Abschnitt. Lediglich auf einem weichen siltig-sandigen oder auch rein siltigen Untergrund erscheint ein etwas vollständigerer Eindruck. Doch auch hier können die Zehen I und II undeutlich oder nur mit der Basis eingedrückt sein (Abb. 53 A), während die Zehen III und IV mehr oder weniger vollständig abgebildet sind. Generell bilden die Zehen II, III und IV in ihrer engen Anlehnung eine morphologische Einheit, die zumindest mit ihren proximalen Abschnitten meist auch auf einem rein sandigen, nassen Substrat abgebildet wird (Abb. 54 A, B). Eindrücke dieser Art können natürlich zu einer völligen Fehleinschätzung der Zehenlängen verleiten. Zeh I fehlt in der Regel, Zeh V dagegen wird meist als hakenartiger Eindruck überliefert.

In trockenem, lockerem Feinsand hinterlassen die Füße eigentlich nur noch Vertiefungen ohne morphologische Differenzierung, deren größte Eindringtiefe am inneren und proximalen Rand liegt (Abb. 55). Proximal schließt sich ein Rückschubwall an, der im Negativ in der in der Abbildung 55 B angedeuteten Weise zum Ausdruck kommt. Das kleinere Tier hinterließ in dem trockenen, lockeren Sand Fußindrücke, die extrem stark nach außen gedreht sind. In der Abbildung 55 A erkennt man von proximal nach distal die Basis von Zeh V und Zeh IV mit seinen distalen Abschnitten, während die davorliegenden Zeheneindrücke vermutlich dem Handeindruck zuzurechnen sind, der vom Fußdruck vollständig übertreten wird.

Handeindruck:

Aufgrund ihrer gleichmäßigeren Belastung wird die Hand meist vollständiger abgebildet als der Fuß, lediglich auf rein siltigem und weichem Untergrund ist der Handeindruck sehr viel undeutlicher als der Fußeindruck zu erkennen (Abb. 54 C). Auffallend ist, daß auf weicherem Untergrund die Handzehen I, II und III enger zusammenstehen, während auf weniger weichem Untergrund die Zehen I, II und III/IV eine Einheit bilden. Zeh V zeigt meist nach außen, ist aber nicht immer deutlich zu erkennen. Gelegentlich sind im Sohlenbereich auch auf sandigem Untergrund Andeutungen von Polstern bzw. Polstergrenzen - insbesondere proximal von den Zehen III und IV. Zeh IV wird nicht immer in seiner wahren Länge abgebildet.

Kurze Zusammenfassung der morphologischen Konstanten:

Beim Fußeindruck werden die Zehenbasen bzw. die distalen Zehenabschnitte am stärksten belastet, Zehen II, III und IV bilden eine morphologische Einheit, die meist immer - mehr oder weniger vollständig - im Eindruck erscheint, Zeh V immer hakenförmig nach außen gestellt.

Handeindruck gleichmäßiger belastet.

Lacerta agilis

Von *Lacerta agilis* liegt nur ein einziger, einigermaßen brauchbarer Fußeindruck vor, der allerdings auch den zugehörigen Handeindruck weitgehend überlagert.

Bei dem Fußeindruck der Abbildung 56 sind nur die Zehen I bis IV und der proximal von ihnen gelegene Sohlenabschnitt mehr oder weniger deutlich zu erkennen. In der Position des V. Zehes und des lateralen Sohlenabschnittes wird das Bild sehr verwirrend, da hier noch Teile des darunter liegenden Handeindrucks zum Vorschein

Abb. 56:

Lacerta agilis
Fußeindruck in
Feinsand



1cm

kommen. Die Länge des Fußindrucks läßt sich mit etwa 19 mm bestimmen. Von den vier Zehen ist IV der längste (ca. 11,8 mm), Zeh III ist nur wenig kürzer (ca. 10,9 mm), allerdings ist seine Basis nicht deutlich zu erkennen. Zeh II scheint dagegen erheblich kürzer zu sein (ca. 7,4 mm), gefolgt von Zeh I (ca. 4,4 mm). Die Angaben über die Zehenlängen müssen jedoch mit Skepsis betrachtet werden, da die Zehenbasen selten deutlich zu erkennen sind. Es hat den Anschein, als ob die Basen der Zehen I bis III stärker gestaffelt in dieser Reihenfolge aufeinanderfolgen.

Die Spreizung der Zehen ist gering, der Winkel zwischen Zeh I und IV beträgt nur ca. 22 Grad. Die Mitte dieses Winkels nehmen die parallel angeordneten und in engem Kontakt stehenden Zehen II und III ein. Inwieweit diese Parallelstellung auf das lockere und nachgebende Substrat zurückzuführen ist, muß dahingestellt bleiben, da die entsprechenden Vergleichsmöglichkeiten auf festerem Untergrund fehlen. Insgesamt wirken die Zehen I bis III wie bei den anderen Eidechsen auch als eine morphologische Einheit, von der Zeh IV etwas abgesetzt ist.

Die Sohle erscheint ziemlich groß und subquadratisch. Proximal ist sie recht gerade begrenzt. Aussagen über Sohlen- wie Phalangenpolster sind nicht möglich. Die Zehenenden sind teilweise zugespitzt, was auf bekrallte Zehen schließen lassen könnte. Die Strukturen am lateralen Fußrand und der isolierte Zeheneindruck müssen auf den Handeindruck zurückzuführen sein.

In keiner der Fahrten zeigt sich ein auch nur einigermaßen deutlicher Handeindruck.

Unterschiede gegenüber Lacerta sp.:

Gegenüber den Mauereidechsen wirkt der Fußdruck der Zauneidechse plumper mit relativ kürzeren Zehen und kraftigerer Fußsohle.

Morphologische Unterschiede zwischen Hand- und Fußindrucken von Urodelen und Lacertilier:

Prinzipiell bestehen keinerlei morphologische Ähnlichkeiten zwischen den Fuß- und Handindrucken der hier behandelten Urodelen und denen der Lacertilier. Als eine Ursache für diese weitgehende Unverwechselbarkeit können in erster Linie die langen, schlanken, von I nach IV stark gestaffelten Zehen sowie der weit zurückliegende V. Zeh genannt werden.

Der bei den Lacertiliern durch die Zehenlängen hervorgerufene lange, schlanke Eindruck - insbesondere der Füße - wird durch die eher semiplantigrade Fußhaltung, die einen vollständigen Sohleneindruck verhindert, noch stärker betont.

Der zurückliegende V. Fußzeh der Lacertilier hinterläßt charakteristische, meist hakenförmig gebogene Eindrücke, wie sie im Verlaufe einer Urodelen-Fährte selten auftreten. Außerdem können die Fuß eindrücke bei den Lacertiliern stärker nach außen orientiert sein als bei den Urodelen.

2.2.9. Morphologie der Schwanzschleifspuren im Querschnitt unter verschiedenen sedimentologischen Aspekten

Für die Interpretation von Fährten hinsichtlich einer Zuordnung zu bestimmten osteologischen Taxa stellen die Schwanzschleifspuren nur Merkmale untergeordneten Ranges dar, denn sowohl ihre Überlieferung überhaupt als auch ihre morphologische Ausbildung hängen äußerst stark von der jeweiligen Sedimentbeschaffenheit ab. Zwar mögen durchaus gewisse Körpermerkmale, darunter vor allem die Querschnittform des Schwanzes, dazu beitragen, daß in dem einen oder anderen Falle Schwanzschleifspuren bevorzugt überliefert werden. (Auf die Bedeutung der Beckenstellung für die Schwanzschleifspuren, wie von NAUCK 1953 dargestellt, wird in dem Kapitel S. eingegangen.) Zum Beispiel kann Iriturus cristatus auf sandigem und nassem Substrat kräftige Schwanzschleifspuren hinterlassen, während die dazugehörigen Hand- und Fußindrücke fehlen; dagegen fallen bei den Salamandern eher die Schwanzschleifspuren aus als die Eindrücke der Hände und Füße. Verantwortlich dafür dürften in erster Linie die unterschiedlichen morphologischen Ausbildungen der Schwänze bei den Molchen und den Salamandern sein. Während bei den Molchen die lateral abgeflachten, im Querschnitt kielförmigen Schwänze sich gewissermaßen in das Substrat einkerben, gleiten die drehrunden Schwänze der Salamander leichter und glatter über das Sediment. Besonders deutlich wird dies auch bei Fährten, die unter geringer Wasserbedeckung erzeugt wurden. Hier bekommt der drehrunde Schwanz von Salamandra salamandra vermutlich genügend Auftrieb, um überhaupt nicht eingedrückt zu werden, während der Schwanz eines Molches wohl wie der Kiel eines Schiffes zur Stabilisierung (des Körpers) beiträgt und dabei infolge der geringen Wassertiefe das Sediment durchpflügt. So gravierend verschieden die Körpermerkmale auch sind, und so sehr sie auch zu einer bevorzugten Überlieferung der Schwanzschleifspuren beitragen mögen, so lassen sie sich doch nicht in der Morphologie der Schleifspuren konstant verfolgen. Je nach der Beschaffenheit des Untergrundes kann auch der kielförmige Schwanz eines Molches eine im Querschnitt mehr rundliche Spur hinterlassen, während der drehrunde Schwanz eines Salamanders auf sehr weichem, tonigem oder siltigem Untergrund durchaus eine starker kielförmige Schleifspur erzeugen kann.

Die nachfolgend abgehandelten Querschnitte von Schleifspuren stellen nur einen winzigen Ausschnitt der gesamten Schleifspur dar, der die unter den verschiedenen Sedimentbedingungen möglichen Querschnittformen aufzeigen soll. Im Verlauf der Fährte ändert sich jedoch infolge von Inhomogenitäten des Sediments und der Grad seiner Durchfeuchtung die Ausbildung der Schwanzschleifspuren. So kann die Schwanzschleifspur stellenweise nur noch sehr schwach eingedrückt sein oder ganz fehlen, oder der Querschnitt nimmt eine völlig andere Form an. Bei Salamandra atra kann die Schleifspur auch deshalb fehlen, weil das Tier dazu befähigt ist, den Schwanz von der Unterlage abzuheben.

Die Schwanzschleifspuren werden im folgenden in der Positivüber-lieferung (!), also als Vertiefungen und nicht als Reliefe dargestellt und besprochen. Generell zeigen die Schleifspuren eine zentrale Vertiefung unterschiedlichen Querschnitts und seitlich anschließende Wälle verschiedener Größe und Form. Doch je nach Untergrund können auch im zentralen Teil reliefartige Erhebungen, und anstatt der lateralen Wälle auch Furchen ausgebildet sein, wie in den Abbildungen dargestellt wird.

Die Schleifspuren werden als kleine Blockmodelle etwas schematisiert dargestellt, um einen gewissen räumlichen Eindruck zu vermitteln, der Maßstab beträgt ca. 4,6 x natürliche Größe.

2.2.9.1. Salamandra atra

Abb. 57 A:

Blockmodelle der Schwanzschleifspuren
von *Salamandra atra*

I



Feinsand mit Ton vermischt, sehr nass

II



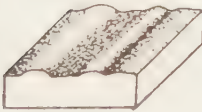
Feinsand mit Ton vermischt, nass

III



treckener, lockerer Feinsand

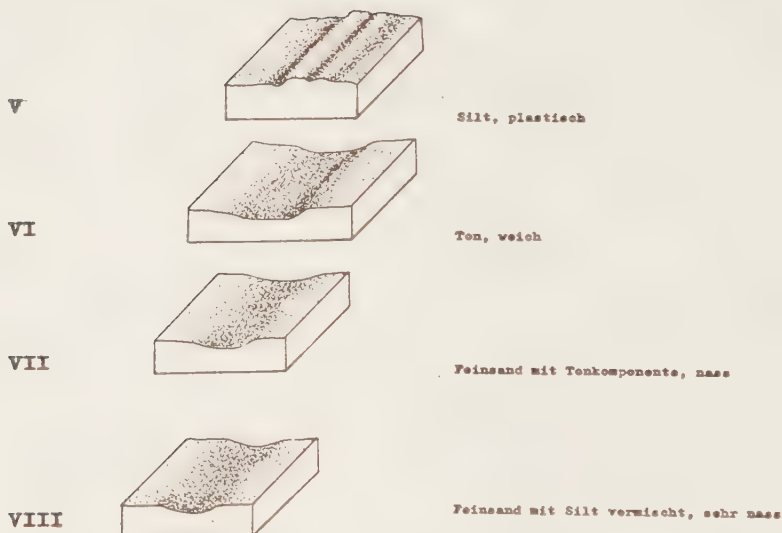
IV



Silt, angetrocknet

Die Querschnitte der Schwanzschleifspuren sind generell eher U- als V-förmig. In einem lockeren, wenig kohäsiven Substrat - wie etwa völlig trockener Feinsand - sinkt der Schwanz am stärksten ein und hinterläßt eine im Querschnitt deutlich U-förmige Schleifspur mit relativ steil ansteigenden lateralen Wällen (III), die selbst noch schwach modifiziert sein können. Ein ähnlicher Eindruck kann auch auf einem sehr nassen, sandig-tonigen Substrat entstehen (I), wobei hier die zentrale Vertiefung noch etwas modifiziert ist. Die Modelle VI, VII und VIII zeigen wohl eher den "Normalfall" mit flachen, wechselnd breiten, U-förmigen zentralen Vertiefungen und sanft ansteigenden, lateralen Wällen. Ganz anders stellt sich eine Schwanzschleifspur in ihrem Querschnitt dar, wenn sie auf einem sehr kohäsiven, mehr oder weniger plastischen bzw.

Abb. 57 B:



angetrockneten Silt oder auch Ton erzeugt wurde. (IV und V)
 Die Niveauunterschiede sind äußerst gering; im zentralen Bereich können leistenförmige Reliefe auftreten und die kaum wahrnehmbaren lateralen Wälle können durch Furchen gegliedert oder begrenzt sein. Die für eine Positiverhaltung ungewöhnlichen leistenförmige Reliefe entstehen durch haftenbleibendes Sediment, das mitgezogen wird und schließlich als kleine Grate den Verlauf der Schwanzschleifspur markiert. Wie eingangs bereits erwähnt wurde, sollen die Blockmodelle nur die überhaupt möglichen Formen der Schwanzschleifspuren aufzeigen. Daraus ist aber nicht abzuleiten, daß diese Formen im Verlauf einer Fährte auf dem jeweiligen Untergrund konstant bleiben. Das ist nicht der Fall, da sich auch das Substrat über eine Fährtenstrecke hinweg hinsichtlich seiner Feuchtigkeit, Korngrößen, Kohäsion etc. ändern kann.

2.2.9.2. Salamandra salamandra

Wie bei S. atra so ist auch hier die Einsinktiefe in lockerem, trockenem Feinsand am größten, dagegen ist die Form eher als V-förmig zu bezeichnen (VI). Die lateralen Wälle steigen relativ steil an und können leicht modifiziert sein. Eine im Querschnitt stark V-förmige Schleifspur zeigt Modell III. Es wäre ein Trugschluß, hieraus auf einen lateral abgeflachten

Schwanz wie bei Triturus schließen zu wollen.

Eine flache, wenig modifizierte Gleitspur (IV) zeigt einen U-förmigen Querschnitt wie die "Normalspuren" bei S. atra. Überraschend ist jedoch, daß auf einem sehr weichen, tonigen Substrat eine Schleifspur entstehen kann, die in ihrer zentralen Vertiefung modifiziert sein kann (VII).

D.h. im Zentrum der Schleifspur wölbt sich ein kleiner Wall auf.

Ob dies bei einem derartig weichen und nassen Ton auch auf Kohäsion zurückzuführen ist, mag dahingestellt bleiben. Auch bei Salamandra salamandra zeigt eine auf plastischem bis angetrocknetem Silt oder Ton erzeugte Schleifspur einen ganz charakteristischen Querschnitt (II und V). Die lateralen Wälle können durch Furchen gegliedert bzw. begrenzt sein, während im zentralen Teil reliefartige Längsleisten verlaufen.

Blockmodelle der Schwansschleifspuren von Salamandra salamandra



I

Silt, plastisch



II

Ton, plastisch



III

Feinsand mit Tonkomponente, nass



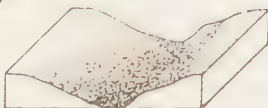
IV

Feinsand mit etwas Silt vermischt, sehr nass



V

Silt, angetrocknet



VI

treckener, lockerer Feinsand

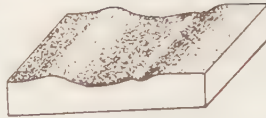


VII

Ton, sehr weich

2.2.9.3. Triturus cristatus

Die bei weitem breitesten Schleifspur wird in trockenem, lockerem Feinsand hinterlassen; sie ist asymmetrisch V-förmig (VII) und der flachere laterale Wall wird durch eine Einmuldung etwas zergliedert. Ähnlich V-förmig, aber weniger tief eingedrückt ist die unter einer geringen Wasserbedeckung erzeugte Schleifspur (VIII). Nur sind hier die lateralen Wälle flacher. Auch auf einem plastischen Silt kann eine ausgeprägt V-förmige, jedoch erheblich schmalere Spur hinterlassen werden (V). Sie unterscheidet sich von den beiden vorhergehenden auch insofern, als daß zwar die lateralen Wälle recht flach sind, der zentrale Teil jedoch stark "ausgekielt" erscheint. Neben V-förmigen Schleifspuren können durchaus auch mehr U-förmig ausgebildete (II + VI) erscheinen, die leicht mit denen von S. atra und S. salamandra zu verwechseln sind. Auf einem



I

Blockmodelle der Schwanzschleifspuren von Triturus cristatus

Ton, sehr weich



II

Ton, sehr weich



III

Feinsand mit Tonkomponente, nass



IV

Silt, angetrocknet



V

Silt, plastisch



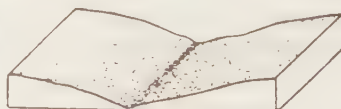
VI

Feinsand mit etwas Silt vermischt, nass



VII

lockerer Feinsand



VIII

unter Wasserbedeckung erzeugt

nassen, tonigen Feinsand wurden in mehreren Fällen zwar Schleifspuren hinterlassen, aber keine Extremitäteneindrücke (III). Diese Schleifspuren können im Querschnitt ähnliche Merkmale zeigen wie die in lockerem Feinsand durch S. atra erzeugten Spuren. In sehr weichem Ton wirkt der zentrale Teil sehr breit U-förmig und ist einseitig durch eine Furche von dem noch relativ stark ausgebildeten lateralen Wall getrennt (I).

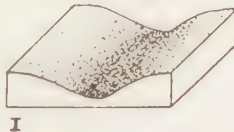
Trotz des seitlich abgeflachten, kielförmigen Schwanzes ist bei I. cristatus die auf einem angetrockneten Silt hinterlassene Schwanzschleifspur in ähnlicher Weise ausgebildet wie bei den Salamandern (IV). Die Niveauunterschiede sind äußerst gering, der zentrale Bereich wird durch Furchen von den kaum wahrnehmbaren lateralen Wällen getrennt und in sich durch breite und schmale reliefartige Längsleisten gegliedert.

2.2.9.4. Triturus alpestris

Die in trockenem, lockerem Feinsand hinterlassene Schleifspur

(I) zeigt einen asymmetrischen V- bis U-förmigen Querschnitt, der zentrale Bereich ist relativ breit und die lateralen Wälle steigen mehr oder weniger stark an. Dagegen ist die unter Wasserbedeckung erzeugte Schleifspur deutlich kielförmig und die lateralen Wälle fallen stark zu dem schmalen zentralen Bereich hin ab (II). Auf einem nas-

Blockmodelle der Schwanzschleifspuren von Triturus alpestris



lockerer, trockener Feinsand



unter Wasserbedeckung erzeugt



Feinsand mit Silt vermischt, nass

sen, siltigen Feinsand wurde eine sehr schmale, nur schwach V-förmige Schleifspur erzeugt (III); die lateralen Wälle sind flach und asymmetrisch.

2.2.9.5. Triturus vulgaris

Die in reinem und sehr weichem Silt hinterlassene Schleifspur (Abb. 61) (I) ist sehr breit U-förmig und leicht asymmetrisch. Dies erstaunt um so mehr, als daß das Tier zum Zeitpunkt des Versuches in Hochzeits-tracht war, also einen sehr hohen, ausgesprochen kielförmigen Schwanz besaß. Auch die in ein Silt-Feinsandgemisch von weicher bis plasti-scher Konsistenz eingekerbte Schwanzschleifspur zeigt keine ausgespro-chene Kielform, obwohl hier die zentrale Vertiefung sehr viel enger und eher V-förmig ist. Hier werden die lateralen Wälle, wie dies in plastischerem Material oft der Fall ist, durch schmale Rinnen in sich gegliedert. (II).

In diesen beiden Schwanzschleifspuren bestätigt sich wieder einmal, daß kielförmige Schwänze nicht unbedingt zu kielförmigen Schwanz-schleifspuren führen müssen.

2.2.9.6. Triturus helveticus

Von Triturus helveticus liegen ebenfalls nur zwei Blockmodelle vor (Abb. 62). Das eine zeigt eine schmale, kielförmige und nur schwach asymmetrische Schleifspur in einem plastischen Silt (I). Das andere Modell zeigt eine breite, stark asymmetrische Schleifspur in einem sehr weichen (II) Silt. Im Gegensatz zu der Schleifspur von T. vulgaris in dem entsprechenden Sediment, besteht hier keine einheitliche, breit gerundete, zentrale Vertiefung, sondern diese ist durch einen Mittel-wall in zwei schmälere, mehr oder weniger V-förmige Furchen geteilt. Dieser Mittelwall kann eigentlich nur durch Zusammenschieben des Sedi-mentes infolge lateralen Undulationen des Schwanzes entstanden sein.

Abb. 61:

Schwanzschleif-spuren von Tri-turus vulgaris:
I = sehr weicher Silt;
II = Silt mit Feinsand vermischt, weich bis plastisch



Abb. 62

Schwanzschleif-spuren von Tri-turus helveticus
I = Silt, plas-tisch;
II = Silt sehr weich



2.2.9.7. Lacerta sp.

Die Vertreter der Gattung *Lacerta* besitzen einen drehrunden, dünn und spitz auslaufenden Schwanz, der bei der Fortbewegung so starke lateralwärts gerichtete Bewegungen ausführen kann, daß es gelegentlich durch Überlappung quasi zu einer Verdoppelung der Schleifspur kommt. Ein Beispiel hierfür stellt die von dem kleineren, sehr schnellen Tier in trockenem, lockerem Feinsand hinterlassene Schleifspur dar (V). An eine sehr breite, mehr oder weniger U-förmige, tiefe Einmuldung schließt sich eine zwar weniger tiefe, aber dennoch deutliche, in ihrem zentralen Bereich modifizierte zweite Einmuldung an. Der die beiden Schleifspuren trennende Mittelwall ist nahezu symmetrisch, die lateralen Wälle da-

Blockmodelle der Schwansschleifspuren von Eidechsen



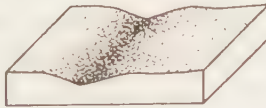
I

Feinsand mit Silt vermischt
mass



II

Silt, weich



III

Silt, weich



IV

trockener, lockerer Feinsand



V

trockener, lockerer Feinsand



VI

Feinsand, mass

gegen asymmetrisch. Aus einem solchen Mittelwall kann sich auf einem weichen, siltigen Substrat ein regelrechter "Mittelhöcker" als Sedimentzusammenschub entwickeln (II). Modell I mag ein Anfangsstadium dieser Entwicklung repräsentieren. Eine einfache Schwanzschleifspur zeigt mit ihrem leicht V-förmigen Querschnitt und den flachen, asymmetrischen lateralen Wällen Merkmale, die bereits bei den Schwanzlurchen vorhanden sind. Auch kann in einem trockenen, lockeren Feinsand durchaus eine den Schwanzlurchen vergleichbare Schleifspur hinterlassen werden (IV). Auf nassem Feinsand kann eine Schleifspur erzeugt werden, die im Querschnitt asymmetrisch wellenförmig erscheint (VI).

2.2.9.8. Lacerta agilis

Die mit Abstand breiteste Schleifspur wurde von der Zauneidechse in lockerem Sand hinterlassen. Sie ist stark asymmetrisch, die lateralen Wälle sind von unterschiedlicher Größe und Neigung, der zentrale Teil wird durch insgesamt zwei Wälle verschiedener Größe gegliedert, wobei der linke Wall in sich noch durch zwei schmale Furchen zerteilt ist. Diese schmälere Furchen könnten eventuell auf leicht abstehende Schuppenkränze am Schwanz der Zauneidechse zurückzuführen sein. Nach der Breite der Schleifspur zu urteilen, dürfte hier ebenfalls eine Verdoppelung durch laterale Schwanzundulationen verschiedener Phasen eingetreten sein.

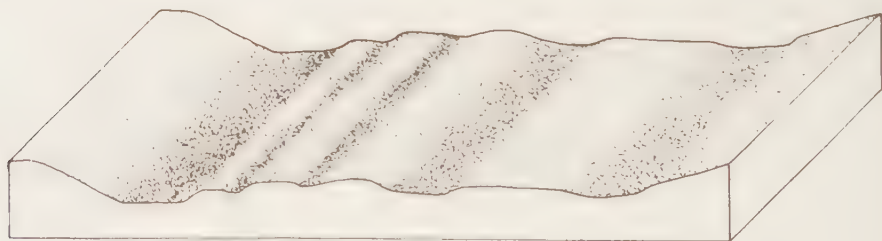


Abb. 64:

Schwanzschleifspur von Lacerta agilis in lockerem Feinsand.

Kurze Zusammenfassung:

Die Unterschiede in den Schwanzschleifspuren bei den Schwanzlurchen sind gering. Zwar treten bei den Molchen entsprechend ihrem lateral abgeflachten Schwanz öfter kielförmige Schleifspuren auf als bei den Salamandern, jedoch auch die Salamander können kielförmige Schleifspuren hinterlassen und umgekehrt werden auch durch Molche annähernd U-förmige Schleifspuren erzeugt. Ganz anders verhält es sich bei den unter geringer Wasserbedeckung erzeugten Fährten. In diesem Falle wird der kielförmige Schwanz der Molche in der Regel das weiche Substrat "durchpflügen" und somit eine kräftige Schleifspur hinterlassen, während der drehrunde Schwanz der Salamander wahrscheinlich infolge des größeren Auftriebes nur leicht über das Substrat gleitet und damit keine sichtbare Spur hinterläßt.

Sowohl Molche als auch Salamander erzeugen auf plastischem bzw. angetrocknetem Silt ganz charakteristische, auch in der Positiv-erhaltung reliefartige Schleifspuren.

Vertreter der Gattung Lacerta können ganz ähnliche Schleifspuren hinterlassen wie die Schwanzlurche. Bei ihnen tritt jedoch - vermutlich infolge der raschen Lokomotion und den damit verbundenen lateralwärts gerichteten Schwanzbewegungen - ein Phänomen auf, das sich quasi als eine Verdoppelung der Schleifspur bemerkbar macht.

Alles in allem bleibt noch zu sagen, daß man aus einer Schwanzschleifspur nur mit äußersten Vorbehalten auf die Morphologie des Schwanzes schließen kann.

2.2.10. Eindrucktiefen bzw. Belastungsverhältnisse

Die Hand- und Fußeindrücke spiegeln nicht nur die Morphologie der Hände und Füße mehr oder weniger wirklichkeitsgetreu wieder, sondern sie lassen in gewissem Umfang auch Rückschlüsse auf die Verteilung des Belastungsdruckes über die Hand- und Fußflächen während der Fortbewegung zu. Die meisten niederen Tetrapoden setzen die Hände oder Füße mit der gesamten Sohlenfläche, also plantigrad dem Substrat auf, das bedeutet, der Belastungsdruck verteilt sich mehr oder weniger gleichmäßig über die gesamte Hand- oder Fußfläche bzw. wird durch sie an das Substrat weitergegeben. Aus einem Lokomotionsmodus, bei welchem in der Regel drei Extremitäten Bodenkontakt haben, resultiert, daß sich $1/3$ des gesamten Körpergewichtes über die betrachtete Hand- oder Fußfläche verteilt. Während der Lokomotion wird der Fuß - setzt man eine gewisse Flexibilität voraus - kontinuierlich abrollt, die Fläche verkleinert sich also, wohingegen das auf ihr lastende Gewicht konstant bleibt. Daraus folgt gemäß $P = K/F$, daß sich der Druck in dem Maße erhöht, in dem sich die Fläche verkleinert und zwar in der Richtung von proximal nach distal. Das führt seinerseits bei einem mehr oder weniger stark nachgebenden Untergrund zu einer kontinuierlichen Zunahme der Eindrucktiefe in dieser Richtung.

Wird nun die Flexibilität des Fußes durch die Weichteil- oder Skelettstruktur entweder eingeschränkt oder auf ganz bestimmte Stellen, das heißt auf Gelenkstellen begrenzt, kann ein kontinuierliches Abrollen nicht gewährleistet sein, dementsprechend auch keine kontinuierliche Zunahme der Eindrucktiefe von proximal nach distal. In solchen Fällen wird das Maximum der Eindrucktiefe nicht mehr wie bei einem beständig abrollenden Fuß (Hand) bei den Zehenspitzen liegen, die bis zuletzt Bodenkontakt haben, sondern es wird entsprechend dem jeweiligen Fußbau auf bestimmte Fußabschnitte verlagert. Betrachten wir einmal unter diesem Aspekt die durch die Fußeindrücke der Versuchstiere gelegten und 10-fach überhöhten Längsprofile (ich beschränke mich hier auf die Hinterextremitäten, da sie entwicklungsgeschichtlich und auch funktionell von größerer Bedeutung sind), so fallen recht unterschiedlich ausgebildete Kurven auf.

Beginnen wir mit der Überlieferung in weichem, nachgebendem Substrat: Sowohl bei den Molchen und Salamandern als auch bei den Eidechsen gibt es hier Kurven, die in ihrem Verlauf keine oder nur wenige Differenzierungen zeigen. Sie fallen von proximal kontinuierlich zu den jeweils überhaupt erreichbaren größten Eindrücktiefen ab, um von hier an wieder mehr oder weniger beständig anzusteigen. Mit gewissen Einschränkungen lassen diese Kurven dennoch spezifische Tendenzen erkennen. Bei den Salamandern nämlich, insbesondere bei Salamandra atra liegen die Maxima der Eindrücktiefen mehr im letzten Drittel des Fußes, also näher bei den Zehenspitzen, während sie bei der Eidechse im Beispiel der Abbildung 71 weit proximal, etwa am distalen Ende des Metatarsalbereichs liegen. Dies steht durchaus in Übereinstimmung mit Hinweisen aus der Literatur (v. HUENE, 1913; SCHAEFFER 1941), die besagen, daß bei Reptilien der Fuß unmittelbar vom Substrat abgehoben wird, sobald das Körpergewicht auf die Metatarsalköpfe verlagert ist. Bei den Salamandern dagegen muß ein derart flexibler Fußbau vorliegen, der ein kontinuierliches Abrollen und damit Durchbiegen erlaubt. Betrachtet man die entsprechenden Kurven bei den Molchen (Abb. 67-70), so überrascht es, festzustellen, daß die größten Eindrücktiefen auch hier wie bei den Eidechsen weit proximal liegen, ganz im Gegensatz zu den Salamandern, deren Familie sie ja angehören. Sollten dies primäre und nicht durch das Sediment induzierte Unterschiede sein, so müßten sie auf einen unterschiedlichen Fußbau zurückgeführt werden, denn der Lokomotionsmodus ist - soweit zu beobachten - prinzipiell der gleiche. Nach den Abbildungen der Tarsi von Triturus und Salamandra bei SCHAEFFER (1941, S. 402) stellt der Tarsus von Salamandra eine mehr oder weniger einheitliche Struktur dar, die zwar größtenteils knorpelig ausgebildet ist, wo aber die einzelnen Tarsalelemente derart engen Kontakt haben, daß sie als eine funktionelle Einheit arbeiten müssen. Ein transversaler Bewegungsplan wäre hier allenfalls zwischen Tarsalia und Metatarsalia denkbar. Bei Triturus dagegen könnten rein theoretisch zwei Bewegungspläne, die dorso-ventrale Bewegungen zulassen, im Tarsusbereich möglich sein; und zwar der eine zwischen Unterschenkel und Fuß, der andere zwischen den proximalen Tarsalelementen und den Tarsalia. Einen Bewegungsplan zwischen Tarsalia und Metatarsalia halte ich für ausgeschlossen, da das fünfte Metatarsalia soweit proximal zurückversetzt ist, daß es quasi eine Sperre darstellt.

Betrachtet man weiterhin die Fußindrücke, die in weniger weichem Substrat erzeugt wurden, ist eine ausgesprochene Differenzierung des Kurvenverlaufes festzustellen (Abb. 65, I). Bei den Salamandern zeichnet sich vor dem Metatarsalbereich, dessen distales Ende mit MT gekennzeichnet ist, eine Reliefverflachung ab, das heißt, hier wird geringerer Druck an das Substrat weitergeleitet (Abb. 65 (I); 66 (III)). Das könnte durchaus in unmittelbarem Zusammenhang mit dem oben genannten Bewegungsplan zwischen Tarsalia und Metatarsalia gesehen werden, denn an Gelenkstellen wird entweder kein oder nur geringer Druck an das Substrat vermittelt. Bei den Molchen sind in der entsprechenden Position keine eindeutigen Hinweise auf einen Bewegungsplan zu entdecken, lediglich bei Triturus alpestris ist einmal eine Verflachung zu verzeichnen, die diesem Bereich zugeordnet werden kann. Demnach spielen bei den Molchen, wie bereits vermutet wurde, Bewegungen zwischen Tarsalia und Metatarsalia keine oder nur eine untergeordnete Rolle. Andererseits ist aber bei Triturus vulgaris ein sprunghaftes Ansteigen der Eindrucktiefen im ersten Fußdrittel zu erkennen. Diese Position ist zu weit proximal gelegen, um mit dem oben genannten Bewegungsplan in Verbindung gebracht zu werden, viel eher käme dafür der Bewegungsplan zwischen den Tarsalia und den proximalen Tarsalelementen in Betracht.

Bei den übrigen Molchen fehlen in dieser Position jedoch eindeutige Hinweise. Speziell bei den Salamandern, aber auch bei Triturus alpestris und T. vulgaris können distal des Metatarsalabschnittes die Eindrucktiefen scharf ansteigen, was auf eine größere Beweglichkeit zwischen den freien Phalangen und dem Metatarsalabschnitt schließen läßt. Im übrigen können auch bei den Molchen in den distalsten Fußabschnitten größere Eindrucktiefen vorkommen, so daß insgesamt die Unterschiede in den Belastungsverhältnissen zwischen Molchen und Salamandern nicht allzu gravierend sind. Der Hauptunterschied dürfte darin zu sehen sein, daß bei den Salamandern eine größere Beweglichkeit zwischen Tarsalia und Metatarsalia bestehen kann, bei den Molchen dagegen nicht. Bei ihnen wäre ein Bewegungsplan zwischen den Tarsalia und den proximalen Tarsalelementen möglich, wenn auch nicht sicher nachweisbar.

Wie bereits erwähnt, scheinen die Belastungsverhältnisse der Mauereidechse (Abb. 71) grundsätzlich verschieden von dem bei den Schwanzlurchen registrierten Befund. Die Maxima der Eindrucktiefen

liegen weiter proximal, das heißt, der Metatarsalbereich ist am stärksten belastet, während die Zehen weitgehend keinen Druck an das Substrat vermitteln. Das setzt einen Tarsus/Metatarsus, der als eine funktionelle Einheit wirkt, und eine große Beweglichkeit zwischen Metatarsus und freien Phalangen voraus. Allerdings lassen sich die Belastungsverhältnisse bei Lacerta agilis (Abb. 72) nicht zwanglos in dieses Schema einfügen, denn hier wird das Gewicht durchaus auf distalere Fußabschnitte verlagert, während in einem Falle das distale Ende des Metatarsalabschnittes sogar völlig belastungsfrei ist. Es sind dies schon Verhältnisse, die auf digitigrade Fußhaltung hinweisen, das bedeutet, Tarsus und Metatarsus werden gegenüber den Phalangen kaum belastet. Das setzt kurze Metatarsalia voraus, während die zuerst beschriebenen Verhältnisse eher lange Metatarsalia fordern. In der Tat ist auch die Gesamtlänge des Fußes dieses Exemplares von L. agilis bei größerer Rumpflänge erheblich kürzer als die Länge des Fußes der oben erwähnten Mauereidechse.

Senkrecht zur Längsachse des Fußes lassen die untersuchten rezenten Amphibien und Reptilien keine solch einseitigen Belastungsverhältnisse wie manche fossile Amphibien und Reptilien erkennen, bei denen die Innenseite des Fußes gegenüber der Außenseite extrem stark belastet ist.

Bei eingehender Betrachtung der Fußindrücke drängt sich die Vermutung auf, daß speziell die Salamander und Molche durchaus in der Lage sind, das Körpergewicht je nach Terrain entweder auf die Innen- oder Außenseite des Fußes zu verlagern, und damit eine effektivere Übertragung der Antriebskraft auf das Substrat erzielen können. Dies erfordert in gewissem Sinne eine Befähigung zur Supination- bzw. Pronation-Haltung des Fußes.

Bemerkungen zu den Belastungsverhältnissen:

Die Beschreibung der Belastungsverhältnisse kann nur über eine Analyse der unterschiedlichen Eindruckstiefen, wie sie in den Fußindrücken zu beobachten sind, erfolgen. Für die hier untersuchten Amphibien und Reptilien ergeben sich daraus folgende Konsequenzen:

1. Bei Salamandra salamandra und S. atra wird der Fuß während der Lokomotion kontinuierlich abgerollt, wobei der Belastungsdruck von proximal nach distal ansteigt. An bestimmten Stellen jedoch, etwa zwischen Metatarsalia und Tarsalia sowie zwischen Metatarsalia und Phalangen wird weniger Druck ausgeübt, da hier dorso-ventrale Bewegungen möglich sind.
2. Bei den Molchen kann der Belastungsdruck ebenfalls bis zu den distalsten Fußabschnitten anwachsen, er kann sein maximum aber auch weiter proximal erreichen. Zonen schwächeren Druckes sind ebenfalls zu beobachten, diese liegen vermutlich in anderen Positionen als bei den Salamandern, etwa zwischen Tarsalia und proximalen Tarsalelementen sowie zwischen Metatarsalia und Phalangen.
3. Bei Lacerta sp. liegt der maximale Belastungsdruck etwa am distalen Ende des Metatarsusabschnittes und die Zehen werden nur schwach belastet. Bei Lacerta agilis werden dagegen die Zehen noch stärker belastet, wobei Zonen stärkerer Belastung mit Zonen schwächerer Belastung wechseln können. Der distale Metatarsalbereich kann weitgehend unbelastet bleiben.

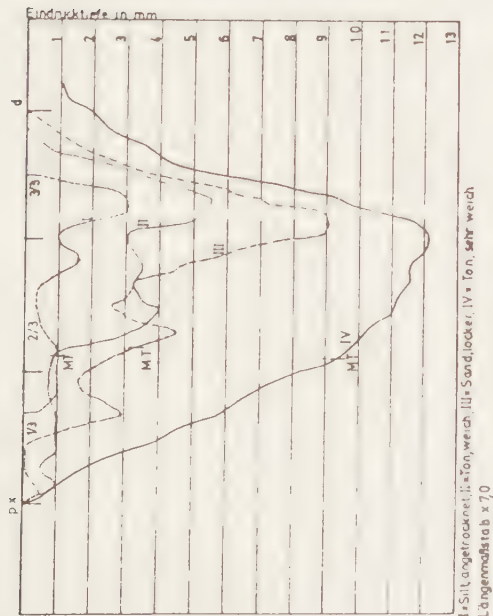


Abb. 65: Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von Salamandra atra bei verschiedenen sedimentologischen Bedingungen, Längsschnitte.

Anmerkung: px = proximal, d = distal, MT = Ende des Metatarsal-Bereiches.

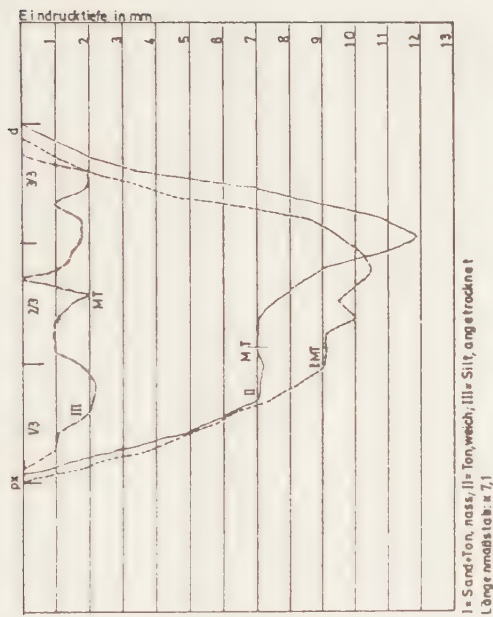


Abb. 66: Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von Salamandra atra bei verschiedenen sedimentologischen Bedingungen, Längsschnitte.

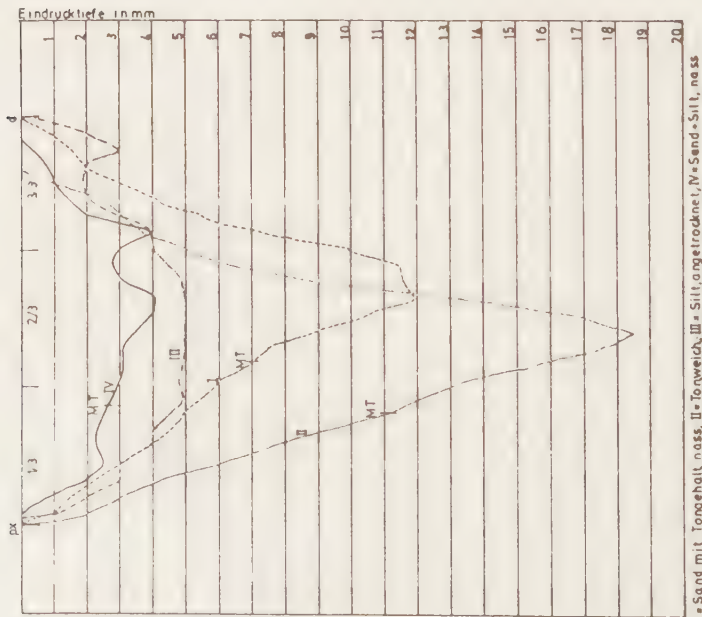


Abb. 67: Eindrucktiefen der Hinterextremiten von *Triturus cristatus* bei verschiedenen sedimentologischen Bedingungen, Längsschnitte.

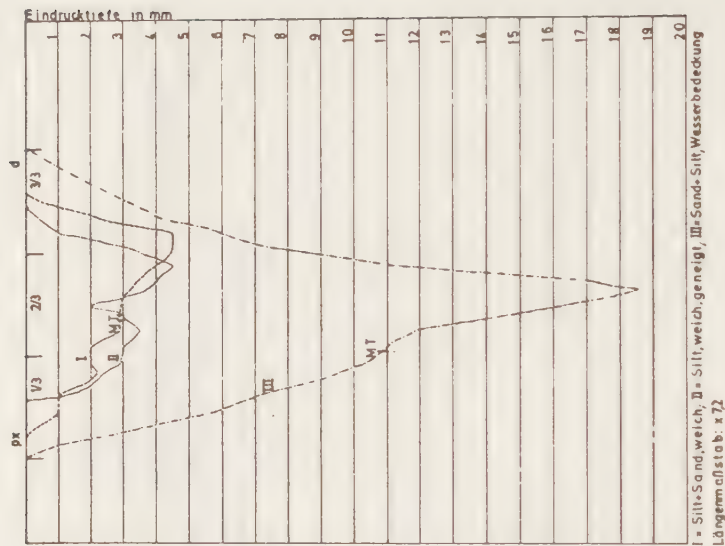


Abb. 68: Eindrucktiefen der Hinterextremiten von *Triturus alpestris* bei verschiedenen sedimentologischen Bedingungen, Längsschnitte.



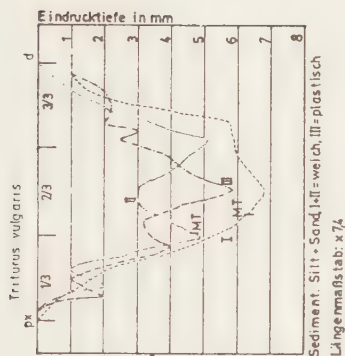
I=Silt, plastisch

II=Silt+Sand, weich-plast

III=Silt+Sand, weich

Längenmaßstab x 22

Abb. 69: Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von *I. helveticus* bei verschiedenen sedimentologischen Bedingungen, Längsschnitte.

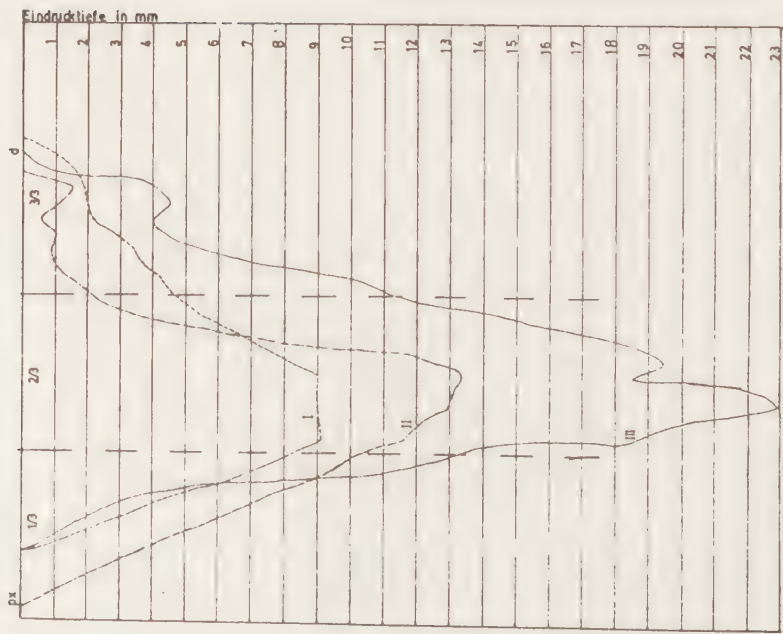


Triturus vulgaris

Sediment: I=Silt, plastisch, II=Silt+Sand, weich-plastisch, III=Silt+Sand, weich

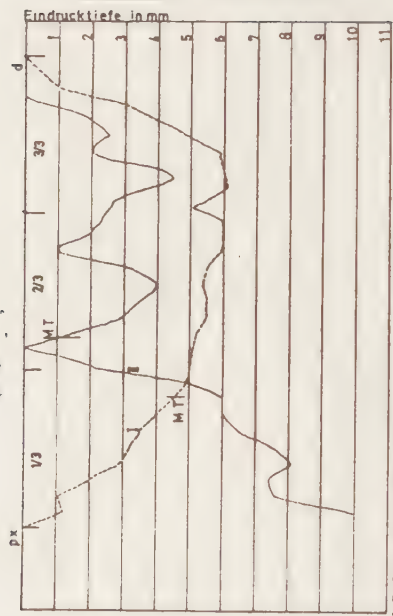
Längenmaßstab: x 74

Abb. 70: Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von *T. vulgaris* bei verschiedenen sedimentologischen Bedingungen, Längsschnitte.



I = Sand, trocken, II = Silt, weich, III = Sand + Silt, sehr weich
Längemaßstab x 75

Abb. 71: Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von *Laocerta* sp. (das größere Tier) bei verschiedenen sedimentologischen Bedingungen, Längsschnitte.



I = Sand über weichem Silt
Längemaßstab x 75

Abb. 72: Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von *Laocerta agilis* bei verschiedenen sedimentologischen Bedingungen, Längsschnitte.

2.2.11. Kurze Zusammenfassung und Diskussion der Ergebnisse

2.2.11.1. Allgemeine Ergebnisse:

Aus den Rezentversuchen resultieren folgende Ergebnisse: In Annäherung konnten die Beziehungen zwischen Körper- und Fährtenproportionen empirisch erfaßt werden. Konkreter ergibt sich, daß Extremitätenlängen und Pace in einem bestimmten, weitgehend konstanten Verhältnis zueinander stehen, vorausgesetzt Humerus und Femur schwingen in einer annähernd horizontalen Ebene.

Zum anderen konnte gezeigt werden, daß der Stride weitgehend durch die verschiedenen Untergrundverhältnisse beeinflusst wird, der Pace dagegen nicht oder in nur geringem Maße. Deshalb halte ich es für möglich, aus der Größe des Pace einer Fährte auf die ungefähren Extremitätenproportionen oder umgekehrt aus den Extremitätenproportionen auf die zu erwartenden Pace-Längen zu schließen. Wie im quantitativen Teil dieser Studie gezeigt wurde, sind die Prognosen über die zu erwartenden Fährtengrößen bzw. die Berechnungen der Extremitätenlängen oft recht zutreffend. Größere Schwierigkeiten ergeben sich lediglich bei den Berechnungen der epipodialen Extremitätenabschnitte, insbesondere bei den Vorderextremitäten. Die Gesamt Extremitätenlängen und die propodialen Abschnitte lassen sich dagegen recht genau ermitteln. Einschränkend muß jedoch angemerkt werden, daß diese Berechnungsgrundlagen nur für die Fährten-erzeuger gelten, bei denen die Extremitätenabschnitte entweder im Verhältnis 1:1:1 stehen oder bei denen der propodiale Abschnitt allein $\frac{1}{3}$ und die epipodialen Abschnitte zusammen $\frac{2}{3}$ der Gesamt Extremitätenlänge ausmachen.

Weiterhin muß festgestellt werden, daß die meisten Untergrundverhältnisse, die den Tieren in den Experimenten geboten wurden, in deren natürlicher Umgebung wohl nur sehr selten vorkamen, was besonders auf den Alpensalamander zutrifft. Wie zu beobachten war, beeinflusste dies die Versuchstiere nur dahingehend, daß sie bei nicht zusagendem Untergrund versuchten, ihn so rasch wie möglich "hinter" sich zu bringen. Nur der Alpensalamander war verschiedentlich bei ganz extremen Verhältnissen nicht zum Gehen zu bewegen.

Unter extremen Bedingungen konnten an den Tieren einige, vielleicht artspezifische Spezialisierungen beobachtet werden. Salamandra atra beispielsweise ist in der Lage, den Schwanz völlig von der Unterlage abzuheben, so daß die Schwanzschleifspur fehlen kann. Hebt er den Schwanz dagegen nicht ganz von der Unterlage ab, so kann der bei der Fortbewegung nach links oder rechts undulierende Schwanz kleine Sedimentwälle zusammenschieben, die in der Negativerhaltung als Furchen überliefert werden. Bei Salamandra salamandra wurde dies nicht beobachtet. Er kommt aber allgemein mit schwierigem Untergrund besser zurecht als S. atra. Er kann nämlich Humerus und Femur etwas von der horizontalen Lage in eine mehr vertikale Position bringen, so daß der Körper stärker von der Unterlage abgehoben wird und Pace sowie Stride unmittelbar vergrößert werden.

Bei Triturus cristatus durchlaufen öfters, vor allem auf sehr nassem Untergrund, Muskelkontraktionen den Schwanz von distal nach proximal. Diese Muskelkontraktionen können in den Fährten in Form sehr stark und auf engstem Raum wellenförmig gebogener Schwanzschleifspuren zum Ausdruck kommen.

T. alpestris knickt öfters den Schwanz senkrecht zur Fortbewegungsrichtung ab, was sich unmittelbar in den Fährten äußern kann (vgl. Abb. 35). Ein ähnliches Abknicken ist auch beim "Balzverhalten" zu erkennen. Triturus vulgaris und T. helveticus lassen keine derartigen Besonderheiten erkennen. Bei ihnen, besonders bei T. helveticus, fällt ihr lebhafteres Verhalten auf. Bei den Eidechsen schließt die äußerst rasche Fortbewegung jede detaillierte Beobachtung aus. Bei ihnen fallen die oft ruckartigen Bewegungen auf, bei denen der lange, schwere Schwanz gewissermaßen zu den Seiten geschleudert wird, was sich in unterbrochenen, sehr stark wellenförmig gebogenen Schleifspuren ausdrücken kann. Bei etwas ruhiger Fortbewegung verläuft die Schwanzschleifspur dagegen kontinuierlich und nur großräumig gebogen.

2.2.11.2. Morphologische Ergebnisse

Die morphologischen Analysen der Fährten führen zu folgenden Ergebnissen: Obwohl der optische Gesamteindruck der Fährten weitgehend von den Körperproportionen bestimmt wird, kann es infolge extremer Untergrundverhältnisse zu unterschiedlichen Fährtenbildern kommen. Z.B. können S. atra und S. salamandra (vgl. Abb. 29 und 31 B), die aufgrund ihrer Körperproportionen in der Regel primär alternierende Fährtenanordnungen zeigen werden, auf schwierigem Untergrund auch sekundär wechselseitig angeordnete Fährten hinterlassen. Dies kann zu Fehlschlüssen bei der Interpretation der Körperproportionen führen, vor allem wenn man die Lagebeziehungen von Hand- und Fuß-eindrücken nicht eingehend überprüft.

Wie die Gegenüberstellung der unter verschiedenen sedimentologischen Bedingungen erzeugten Hand- und Fußabdrücke zeigt, spielt die Sedimentbeschaffenheit für die Morphologie der Eindrücke eine wesentliche Rolle. Der verschiedenartige optische Eindruck wird dabei meist durch die Form und Vollständigkeit des Sohleneindrucks, wie durch die Anzahl und Ausrichtung der eingedrückten Zehen, geprägt. Besonders auf weichem Untergrund kann es zum "Ausfall" von Zeheneindrücken kommen. Die Festigkeit des Untergrundes beeinflusste bei allen Versuchstieren die Zehenstellung mehr oder weniger stark. Ein wichtiges Ergebnis der morphologischen Betrachtung ist der Nachweis, daß weicher Untergrund eine Parallelstellung der mittleren Zehen induzieren kann, so daß Art und Umfang der Zehenspreizung nicht als generelles Unterscheidungskriterium gebraucht werden dürfen. Andererseits läßt die speziell bei fossilen Fährten beobachtete extreme Parallelstellung der Zehen Aussagen über die Beschaffenheit des Sedimentes im Augenblick der Fährtenherstellung zu. Bei sehr weichem Sediment kann sich eine Erscheinung bemerkbar machen, die das morphologische Gesamtbild stark verfremdet: hier können nämlich Sohle und Zehen in der Negativerhaltung des Abgusses durch tiefe Furchen voneinander getrennt sein. Würden Fährten nur in dieser Erhaltung vorliegen, bestünden also keine Vergleichsmöglichkeiten, käme man zu völlig falschen, den Fußbau betreffenden Rückschlüssen.

Was die Morphologie der Schwanzschleifspuren anbelangt, so muß festgestellt werden, daß aus ihr nicht auf den anatomischen Bau des Schwanzes geschlossen werden darf, denn hier spielt die Sediment-

beschaffenheit eine dominierende Rolle. Man kann lediglich aus der statistischen Häufigkeit, mit der in bestimmten Fährten Schwanzschleifspuren ausgebildet sind, auf die Form des Schwanzes schließen, denn lateral komprimierte Schwänze hinterlassen öfter Schleifspuren als drehrunde, vorausgesetzt sie sind nicht so lang und schwer wie bei den Eidechsen. Bei diesen sind die Schwanzschleifspuren sehr charakteristisch. Die Länge des Schwanzes und dessen verschiedene Undulationsphasen während der Lokomotion können zu einer Verdoppelung der Schleifspuren im Querschnitt führen. Für die Stärke des Eindrucks könnte die nach NAUCK (1924) aus der Beckenstellung resultierende zusätzliche Andrückkraft verantwortlich gemacht werden.

2.2.11.3. Ergebnisse aus den Analysen der Eindrucktiefen bzw. der Belastungsverhältnisse

Die Analyse der Eindrucktiefen bzw. der Belastungsverhältnisse bei den Hinterextremitäten führt zu begrenzten Aussagen über den Fußbau. Zum einen zeigen die Fußindrücke bei allen Versuchstieren keine so extrem einseitigen Belastungsverhältnisse senkrecht zur Fußlängsachse wie manche fossile Fährtenzeuger. Ja bei den Schwanzlurchen gewinnt man gelegentlich den Eindruck, als ob die Belastung je nach Terrain mehr auf die Innen- oder mehr auf die Außenseite verlegt werden kann. In der Belastungsverteilung von proximal nach distal scheinen sich gewisse Unterschiede zum einen zwischen Salamandern und Molchen zum anderen zwischen Urodelen und Eidechsen abzuzeichnen. Während bei den Salamandern das Körpergewicht öfters kontinuierlich bis auf die Zehenspitzen übertragen wird, also ein weitgehend flexibler Fußbau vorliegt, kann bei den Molchen die größte Eindrucktiefe und damit die stärkste Belastung weiter proximal verlagert sein. Dies bedeutet, daß die Flexibilität des Fußes auf bestimmte Bereiche begrenzt ist, möglicherweise auf einen Bewegungsplan zwischen Tarsalia und proximale Tarsalelemente. Bei den Mauereidechsen wird eindeutig die Belastung in der Regel nur bis zum Metatarsusbereich übertragen, während bei der Zauneidechse auch die Zehenspitzen stärker belastet sein können. Der Fußbau müßte also primär verschieden sein. Analysen der Eindrucktiefen, wie sie hier versucht wurden, könnten Hinweise auf artspezifische Unterschiede im Fußbau liefern, aber ohne anatomische Vergleichsstudien ist vorerst eine gesicherte Interpretation nicht möglich. Die hier angeführten Interpretationsversuche sind also rein spekulativer Natur.

2.2.11.4. Unterscheidungskriterien der Salamandridae-Fährten

Von den oben genannten Untersuchungsmethoden liefert eigentlich nur die quantitative Fährtenanalyse greifbare Unterscheidungskriterien. Nach morphologischen Kriterien wäre allenfalls S. salamandra eindeutig von den übrigen Urodelen zu unterscheiden. Nach den Fährtenproportionen indessen lassen sich die Salamander klar von den Molchen einerseits und innerhalb der Molche Triturus cristatus von Triturus alpestris, und dieser wiederum von T. helveticus und T. vulgaris trennen. Hauptunterscheidungskriterien sind hier insbesondere der Abstand von Hand- zu Fußedrücken, die Schrittwinkel und das Verhältnis Stride : scheinbare Rumpflänge. Triturus cristatus unterscheidet sich eindeutig von den beiden Salamandern durch den unvergleichlich größeren Hand-Fuß-Abstand als Folge großer Rumpflänge und im Verhältnis dazu kurzen Extremitäten, durch das kleine Verhältnis von Stride : scheinbare Rumpflänge, das in der Regel unter 1:1 liegt und durch die größeren Schrittwinkel der Füße, die auffallend oft mehr als 100 Grad betragen.

Auch die Fährten der beiden Salamander lassen sich nach diesen Gesichtspunkten voneinander unterscheiden. Da S. atra im Verhältnis zu den Extremitäten einen kürzeren Rumpf besitzt als S. salamandra, sind in den Fährten die Abstände zwischen den Hand- und Fußedrücken relativ kürzer als bei S. salamandra, welcher allerdings durch stärkere laterale Körperundulationen eine sekundäre Verkürzung dieses Abstandes erzielen kann. Dadurch und durch die mögliche hochbeinige Gangart kann S. salamandra auch ein durchschnittlich größeres Verhältnis von Stride:Rumpflänge aufweisen als S. atra. Dagegen zeigt S. atra deutlich größere Schrittwinkel und damit erheblich kleinere Gangbreiten als S. salamandra.

Unter den Molchen nimmt Triturus alpestris eine Zwischenstellung zwischen Triturus cristatus und Triturus vulgaris bzw. T. helveticus ein. Er besitzt einen im Verhältnis zu den Extremitäten kürzeren Rumpf als T. cristatus, aber einen längeren als T. vulgaris und T. helveticus. Dementsprechend zeigen seine Fährten auch nur eine schwach alternierende Anordnung im Gegensatz zu der wechselseitigen Anordnung bei T. cristatus bzw. zu der deutlichen, streng alternierenden Anordnung bei T. vulgaris und T. helveticus. Entsprechend verhalten sich die Abstände zwischen Hand- und Fuß-

eindrücken, die von T. cristatus zu T. helveticus hin immer kürzer werden. Im Verhältnis von Stride:Rumpflänge unterscheidet sich T. alpestris deutlich von anderen Molchen. Es ist im Durchschnitt größer als bei Triturus cristatus, aber erheblich kleiner als bei T. vulgaris und T. helveticus, wobei letzterer überhaupt das größte durchschnittliche wie absolute Verhältnis von allen Schwanzlurchen aufweist. Die Schrittwinkel des T. alpestris sind durchschnittlich kleiner als die des T. cristatus und des T. vulgaris; nur die Schrittwinkel von T. helveticus sind im Durchschnitt noch kleiner.

Fährten der Molche T. alpestris, T. vulgaris und T. helveticus können allein aufgrund des beachtlichen Größenunterschiedes nicht mit den Fährten der Salamander verwechselt werden. Denkbar wäre aber durchaus eine Verwechslung der Fährten juveniler Salamander mit diesen genannten Molchfährten. Doch auch dann müßten, wenn keine allometrischen Verschiebungen der Proportionen auftreten, gewisse Unterschiede zumindest in den durchschnittlichen Stride:scheinbare Rumpflängen-Verhältnissen deutlich werden. Wie auf S.

dargelegt wurde, kann man mit Hilfe dieses Verhältnisses, das auch als relativer Stride bezeichnet wurde, gewissermaßen Rangfolgen der lokomotorischen Leistungsfähigkeit zwischen den Arten einer Gattung aufstellen. Nach dieser rein relativierten Betrachtungsweise wäre S. salamandra lokomotorisch etwas leistungsfähiger als S. atra und bei den Molchen bestünde eine Reihenfolge von Triturus cristatus, über T. alpestris und T. vulgaris bis hin zu T. helveticus als lokomotorisch leistungsfähigstem Molch. Ein Vergleich der Gattungen untereinander oder gar zwischen Amphibien und Reptilien ist nach diesem Kriterium nicht möglich, da ganz andere anatomische und physiologische Voraussetzungen gegeben sein können bzw. gegeben sind. So lassen sich naturgemäß die Lacertiden-Fährten unter diesem Gesichtspunkt nicht mit den Urodelenfährten vergleichen, obwohl die relativen Stridegrößen ähnliche Werte zeigen.

2.2.11.5. Unterscheidungskriterien zwischen Salamandridenfährten und Lacertidenfährten

Die morphologischen Unterschiede zwischen den Fährten von Salamandriden und Lacertiden sind so offensichtlich, daß hier nur auf die Abbildungen verwiesen wird. Interessanter ist schon die Frage, ob bei sehr schlechter morphologischer Ausbildung eine Unterscheidung nach rein quantitativen Kriterien möglich ist. Dies kann bejaht werden, denn die Lacertiden zeigen aufgrund ihrer unterschiedlich langen Vorder- und Hinterextremitäten recht charakteristische Differenzierungen bezüglich Pace und Gangbreiten der Vorder- bzw. der Hinterextremitäten. Während bei den Salamandriden in der Regel die Pacewerte und die Gangbreiten der Vorderextremitäten größer sind als die der Hinterextremitäten, ist bei den Eidechsen gerade das Umgekehrte der Fall. Hier sind Pace und Gangbreite der Hinterextremität deutlich größer. Dabei können bei ?ögernder Fortbewegung die Gangbreiten der Hinterextremität relativ höher sein als bei den Salamandriden, was sich auch unmittelbar in niedrigen Schrittwinkeln für die Hinterextremitäten bemerkbar macht. Bei normaler bis rascher Fortbewegung jedoch nehmen die Schrittwinkel ähnliche Werte wie bei den Salamandriden an.

Sehr deutlich unterscheiden sich die Lacertidenfährten auch durch die variable Lagebeziehung von Hand- und Fußindrücken zueinander von den Salamandridenfährten. Oft sind die Handindrücke im Verlauf der Fährte überhaupt nicht zu erkennen, da sie vollständig von den Fußindrücken überlagert werden, gelegentlich können sie auch hinter den zugehörigen Fußindrücken liegen. Die Verhältnisse von Stride:Rumpflängen können für eine Unterscheidung nicht herangezogen werden, da sie sich in ähnlichen Größenordnungen bewegen.

Theoretisch müßten etwa bei den Mauereidechsen nach den Körperproportionen die Stride:Rumpflängen-Verhältnisse weitaus höher sein als bei den Salamandriden. Würden diese Werte in den Fährten auch erreicht sein, könnte man sicher auch auf eine größere Fortbewegungsgeschwindigkeit schließen. Tatsächlich werden diese großen theoretischen Werte aber nicht erreicht, obwohl die Fortbewegungsgeschwindigkeit unvergleichbar größer ist als bei den

Salamandriden. Somit ist jeder Versuch aus den Lacertidenfährten auf eine höhere, absolute Fortbewegungsgeschwindigkeit gegenüber den Salamandriden zu schließen, unmöglich gemacht.

Unterscheidungskriterien innerhalb der Familie Lacertidae-Fährten

Morphologische Kriterien können keine genannt werden. Und nach quantitativen Gesichtspunkten sind in erster Linie größere Unterschiede in den relativen Gangbreiten und damit in den absoluten Schrittwinkeln zu nennen. Die größere der beiden Mauereidechsen hatte im Verhältnis zu den Extremitäten einen längeren Rumpf als das kleinere Tier. Diese ungünstigere Proportionierung drückt sich auch in den Fährten aus. Ihre Gangbreiten sind relativ höher und damit die Schrittwinkel kleiner als die des agileren, kleineren Tieres. Die Verhältnisse von Stride:Rumpflänge bleiben ebenfalls deutlich unter denen des kleineren Tieres. Die Unterschiede gegenüber der Zauneidechse sind nur graduell. Letztere erreicht zwar die absolut höchsten Stride- und Pace-Werte, aber das Verhältnis von Stride:Rumpflänge ist ungünstiger als bei den beiden anderen Eidechsen. Nach der Größe der Schrittwinkel ihrer Hinterextremitäten liegt die Zauneidechse zwischen den beiden Mauereidechsen. Wie schon angedeutet, wächst das Verhältnis von Stride:Rumpflänge von Lacerta agilis über die größere zur kleineren Mauereidechse hin an. Dies ist genau die Reihenfolge, wie sie auch nach den absoluten Fortbewegungsgeschwindigkeiten aufgestellt werden könnte. Es zeigt sich also wiederum, daß in der Größe des relativen Strides ein relatives Maß für die lokomotorische Leistungsfähigkeit bzw. Aktivität vorliegt.

2.2.12. Bedeutung der Ergebnisse aus den Rezentversuchen für Bearbeitung fossiler Fährten

Fossile unter-permische Tetrapodenfährten zeigen in der Anordnung ihrer Hand- und Fußbeindrücke prinzipiell das gleiche Muster wie die Fährten rezenter Urodelen und Lacertilier. Somit muß auch der Lokomotionsmodus und Lokomotionsablauf ähnlich gewesen sein, lediglich die Rolle der Vorderextremitäten bei der Lokomotion hat sich geringfügig im Laufe der Entwicklungsgeschichte von einem eher passiven Unterstützen zu einem mehr aktiven Antreiben des Körpers geändert. Dies macht sich in den Fährten dadurch bemerkbar, daß bei fossilen Fährten die Pace- und Gangbreitenwerte der Vorderextremitäten in der Regel kleiner als die entsprechenden Werte der Hinterextremitäten sind. Selten kann aber auch das Umgekehrte verwirklicht sein, wie auch in rezenten Fährten gelegentlich der Pace und die Gangbreite der Vorderextremitäten kleiner sein können als die der Hinterextremitäten.

Es kann davon ausgegangen werden, daß Humerus und Femur auch bei den fossilen Fährtenenerzeuger in einer horizontalen Ebene schwingen. Demnach bestehen zwischen Pace und Extremitätenlängen dieselben Beziehungen, wie sie in den Rezentversuchen erkannt wurden. Liegt derselbe Lokomotionsmodus vor, so kann weiterhin angenommen werden, daß der Pace wie in rezenten Fährten durch unterschiedliche Sedimentbeschaffenheit weniger stark beeinflusst wird als der Stride, er also relativ konstant bleibt. Somit kann auch aus fossilen Fährten eine Berechnung der Extremitätenlängen versucht werden. Man muß sich jedoch darüber klar sein, daß eine Bearbeitung und Interpretation fossiler Fährten in diesem Sinne nur eine von vielen möglichen Interpretationsversuchen darstellen kann. Die Berechnungen liefern zwar, wie wir noch sehen werden, ganz realistische Werte, aber das darf nicht darüber hinwegtäuschen, daß dafür z.T. ganz bestimmte Extremitätenproportionen vorausgesetzt werden.

Die aus den Fährtenmaßen rekonstruierten Körperproportionen der fossilen Fährtenenerzeuger vermitteln einen ungefähren Eindruck,

wie diese osteologisch unbekannten Tiere proportioniert gewesen sein könnten. Leider resultieren daraus keine eindeutigen art-spezifischen Unterscheidungskriterien, da die Körperproportionen sich von Art zu Art nicht grundsätzlich ändern, wie wir noch sehen werden. Dennoch basiert vielfach eine Artzuweisung gerade auf quantitativen Merkmalen, in denen sich ja immerhin artspezifische Tendenzen ausdrücken können, wie auch bei den Molchen zu sehen ist.

Was die morphologische Interpretationsmöglichkeit anbelangt, so wird vorausgesetzt, daß auch für die fossilen Fährten die bei den rezenten Fährten erkannten Abhängigkeiten zwischen dem Grad der Zehenspreizung und Festigkeit des Sedimentes gelten. Somit kann vermieden werden, daß der Grad der Zehenspreizung als taxonomisches Kriterium überbewertet wird. Verfasser ist der Ansicht, daß aus praktischen Erwägungen auf dieses Kriterium generell verzichtet werden sollte. Denn, um statistisch abgesicherte Werte zu erhalten, müssen viele Messungen vorgenommen werden, was entweder der Materialumfang nicht zuläßt, oder die entsprechenden Zehen sind entweder gar nicht oder nur undeutlich im Eindruck zu erkennen. Und die wenigen tatsächlich meßbaren Zehenwinkel lassen die möglichen Variationsbreiten nicht erkennen. Auch aus anderen morphologischen Erscheinungsformen kann in Analogie zu den Rezentversuchen etwas über den Sedimentzustand im Augenblick der Fährtenenerzeugung ausgesagt werden. So führt beispielsweise ein sehr weiches nachgebendes Medium zu einer allgemeinen Vergrößerung des Eindruckes mit typischen Sedimentverdrängungsstrukturen. Im übrigen wird bei der Besprechung der fossilen Fährten und der sich dabei abzeichnenden Probleme immer wieder auf die Rezentversuche verwiesen.

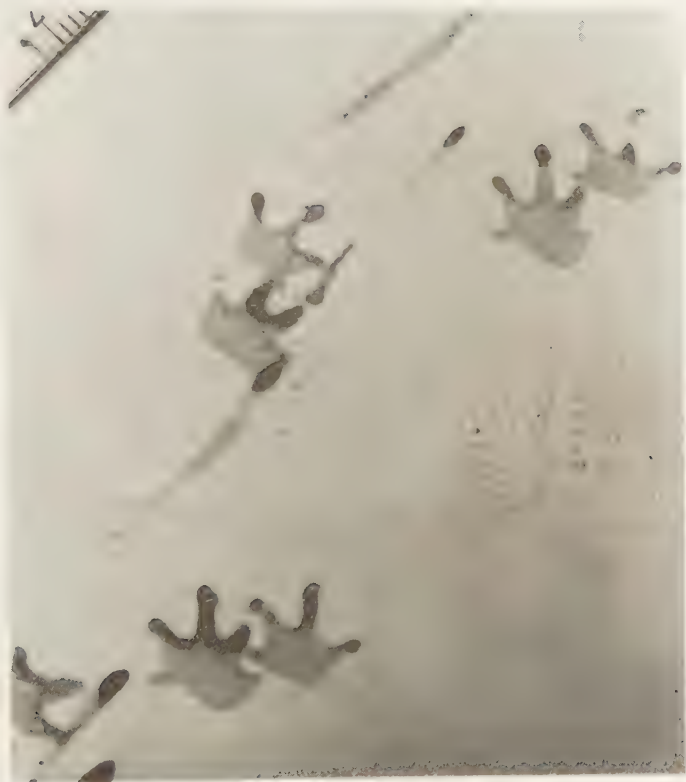
Die Morphologie der Schwanzschleifspuren läßt kaum Rückschlüsse auf den anatomischen Bau des Schwanzes zu, wenn man sich an die Ergebnisse der Rezentbeobachtungen erinnert. Allenfalls kann die auffällig häufige Überlieferung von Schleifspuren bei bestimmten Arten auf die Möglichkeit eines lateral komprimierten Schwanzes hinweisen. Ähnlich breite Schwanzschleifspuren wie bei den Lacertiliern sind nur in wenigen Fällen überliefert und dann ohne die für die Lacertilier charakteristischen Differenzierungen.

Die Analysen der Eindrucktiefen der Fußindrücke bieten eine Möglichkeit, zu artspezifischen Unterscheidungskriterien zu gelangen; denn bei fossilen Fährten gibt es ganz extreme Belastungsunterschiede sowohl in medio-lateraler als auch in proximo-distaler Richtung. Leider fehlt aber für deren Interpretation die breite Basis der anatomischen und funktions-morphologischen Beobachtungen.

Eine Abschätzung der Aktivität bzw. der lokomotorischen Leistungsfähigkeit ist theoretisch aus den Fährten analog den Rezentversuchen möglich. Allerdings sind hinsichtlich der Ermittlung des coupling value die Fehlerquellen größer als bei den Rezentversuchen. Diese Abschätzung darf deshalb nur als relatives Kriterium gelten, da aus keiner Fährte verwertbare Hinweise über die absoluten Fortbewegungsgeschwindigkeiten zu erhalten sind.



Taf. 1:
Triturus vulgaris-Fährte in einer austrocknenden
Pfütze. Deutlich ist eine gerade Schwanzschleif-
spur zu erkennen. Die gestrichelten Linien verbind-
en die Fußindrücke; ca. $\times 0,9$.



Taf. 2:
Fährte von Salamandra atra auf Fotopapier,
ca. x 2,0.



Taf. 3:
Triturus cristatus: Fuß- und Handabdruck auf Foto-
papier.

Paläontologische Untersuchungen an Tetrapodenfährten des südwest-
deutschen Rotliegenden

3.1. Vorbemerkungen:

Die im systematischen Teil aufgeführten Synonymie-Listen lehnen sich eng an HAUBOLD (1973) an und sind lediglich um einige wichtige, neuere Arbeiten ergänzt. Weiterhin können bei HAUBOLD (1973) die geographischen wie stratigraphischen Positionen der übrigen Tetrapoden-Vorkommen des europäischen Perms nachgelesen werden. Da jedoch die Begriffe "Autun" und "Saxon" in Europa von verschiedenen Autoren in einem unterschiedlichen chronostratigraphischen Umfang verwendet werden, ist es zweckmäßig, die jeweilige stratigraphische Zuordnung nur in Verbindung mit dem Namen des betreffenden Autors zu nennen: z.B. "Autun sensu HAUBOLD (1973)".

Der Großteil des hier bearbeiteten südwestdeutschen Materials wurde von BOY und Verfasser bei Grabungen des Paläontologischen Institutes Mainz geborgen. Seine Kennzeichnung ist solange noch provisorisch, bis es endgültig in die Sammlung des Paläontologischen Institutes Mainz eingeordnet ist und dann die Inventarnummern PIM-K ... erhält. Vorerst kennzeichnet eine Kombination von zumeist drei Buchstaben, die sich nach dem nächstliegenden größeren Ort richtet, die Fund-lokalität. Die darauffolgenden Ziffern stellen die fortlaufende Nummerierung der Handstücke von der jeweiligen Lokalität dar oder sind, wenn noch keine Durchnumerierung erfolgte, willkürlich gewählt. Gelegentlich folgt auf die Ortskennzeichnung auch eine weitere Buchstaben-Ziffernkombination, die den jeweiligen Fährtenhorizont kennzeichnen. Dies ist deshalb notwendig, da in der Umgebung verschiedener Orte mehrere oft stratigraphisch unterschiedliche Fährtenniveaus vorkommen, so bedeutet beispielsweise KIR-F-8 den achten Fährtenfundpunkt in der Umgebung von Kirrweiler. Bei wichtigen Stücken kann auf die Ortskennzeichnung eine Buchstabenkombination folgen, die unmittelbar die Artzuweisung der betreffenden Fährte kennzeichnet: Beispiel SOB-HY-1 = Sobernheim, Hyloidichnus arnhardti 1.

Neben dem selbst geborgenen Material wurde auch von einigen Privatsammlern Material zur Bearbeitung zur Verfügung gestellt:

SBO = Sammlung Bold (Kaiserslautern)

SSN = Sammlung Stapf in Nierstein

SSch = Sammlung Schultheiss (Kusel)

Weiterhin kommen im systematischen und vergleichenden Teil dieser Arbeit Abkürzungen vor, die entweder die Sammlungen, in denen sich das Typus-Material befindet oder die wichtiges Vergleichsmaterial kennzeichnen:

- Bi. U. Raw - Fährten von Alveley, Sammlung der University of Birmingham
- Bi. U. - Fährten von Hamstead, Birmingham und Slade Heath, Sammlung der University of Birmingham
- DM - Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie Dresden
- G 1-7 - Bezeichnungen der Fundpunkte im Becken von Lodève, Material im Museum Histoire Naturelle Paris
- GN - Museum der Natur Gotha
- GN/JF - Fährten Sammlung B. Jacobi, vom Museum der Natur Gotha erworben.
- GN/HF - Aufsammlung HAUBOLD, Museum der Natur Gotha
- JPM - Phyletisches Museum Jena
- SW - Heimatmuseum auf Schloß Wilhelmsburg in Schmalkalden, Fährten aus der Sammlung W. BICKEL
- SW/AF - Fährten der Sammlung A. ARNHARDT, Schmalkalden, vom Heimatmuseum Schmalkalden erworben.
- WZ - Naturhistorisches Museum Wien
- MiC - Fährten des Cornberger Sandsteines in der Sammlung MILDE
- KaC - Fährten des Cornberger Sandsteines im Naturkundemuseum Kassel
- RoC; RoR - Fährten des Cornberger Sandsteines im Heimatmuseum Rotenburg/Fulda
- MbR - Fährten des Cornberger Sandsteines in der Universität Marburg
(Anmerkung: C = Lokalität Cornberg,
R = Lokalität Rockensüb)

Analog zu den Rezentversuchen zielen die paläontologischen Untersuchungen an den Fährten des südwestdeutschen Rotliegenden darauf ab, die ungefähren Proportionen der fährtenerzeugenden Tiere, sowie andere Merkmale zu rekonstruieren, die eine Anbindung an das osteologische System und damit eine osteologisch systematische Interpretation der Fährtenerzeuger ermöglichen. An dieser Stelle soll jedoch ausdrücklich auf die hypothetische, teilweise auch spekulative Natur der Ergebnisse hingewiesen werden. Verfasser ist dennoch der Ansicht, daß solche oder ähnliche Wege beschritten werden müssen, um einen Stillstand bei der Bearbeitung von Tetrapodenfährten zu vermeiden. Ein solcher Stillstand wird automatisch dann eintreten, wenn die morphographische Arbeitsweise weiterhin überbetont und funktionsmorphologische Betrachtungen weitgehend unberücksichtigt bleiben.

3.2. Formenkreise

Vorbemerkungen:

Um einen ersten Überblick über die teilweise verwirrende Fülle der Tetrapodenfährten des saar-pfälzischen und rhein-hessischen Rotliegenden zu gewinnen, ist es zweckmäßig, Formen, die in einem oder mehreren auffallenden Merkmalen übereinstimmen, in Formenkreisen zusammenzufassen. Dabei soll vorerst unberücksichtigt bleiben, ob diese Merkmale primär sind, es sich also um weitgehend morphologisch konvergente Formen handelt, oder ob diese Merkmale sekundär infolge gleichartiger Überlieferungsbedingungen entstanden sind.

Die Abbildung 73 stellt den Versuch dar, erste Ordnungsprinzipien zu erkennen.

In dem Formenkreis 1 der Abbildung 73 sind all die Formen zusammengefaßt, deren Zehenspitzen I bis IV (bei vierzehigen Händen I bis III) auf einem mehr oder weniger stark gewölbten Bogen liegen, von welchem die Spitze des V. (IV.) Zehes weit nach hinten abgesetzt ist. In der Regel sind die Zehen divergierend angeordnet und die proximale Begrenzung des Eindruckes ist relativ breit. In diesen Formenkreis, der sich mehr oder weniger eng an die rezenten Urodelen anlehnt, fallen:

folgende Gattungen:

Anthichnium

Amphisauropus

? Amphisauroides

Gilmoreichnus

Hyloidichnus

Limnopus

Unter Umständen kann Amphisauroides zu dem Formenkreis 2 überleiten, in welchen alle Formen mit annähernd paralleler Anordnung der Fußzehen I und II einerseits sowie III und IV andererseits fallen. Dabei kann Zeh III nach außen umgebogen sein, Zeh IV ist es dagegen immer. Zehen- und Sohleneindruck können voneinander getrennt sein, oder der Sohleneindruck fehlt vollständig. Bei vollständiger Überlieferung läuft der Eindruck nach proximal konisch zu. In diesen Formenkreis fallen die Gattungen:

Foliipes

Jacobiichnus

Die morphologischen Merkmale des Formenkreises 3 der Abbildung 73



Abb. 73: Formenkreise der Tetrapodenfährten des südwestdeutschen Rotliegenden sowie die Morphologie rezenter Urodelen- und Lacertilierfährten. Maßstäbe uneinheitlich.

stimmen im wesentlichen mit denen des Formenkreises 1 überein. Abweichend davon können die Fußzehen I bis III sehr eng zusammenstehen und stark nach innen geneigt sein. Die proximale Begrenzung der Eindrücke ist relativ schmaler. Diesem Formenkreis kann vorerst nur die Gattung Varanopus zugerechnet werden.

In den Formenkreis 4 der Abbildung fallen alle die Formen, deren hervorragendes Merkmal ihre die anderen Formen weit übertreffende Größe ist. Es handelt sich dabei um die größten hier behandelten Formen. Dazu sind folgende Gattungen zu rechnen:

Dimetropus

Ichniotherium

Je nach Erhaltung sind morphologische Ähnlichkeiten durchaus möglich.

Auf den ersten Blick zeigen die Formen des Formenkreises 5 der Abbildung 73 wenig Gemeinsamkeiten. Je nach überlieferndem Medium können sie jedoch recht ähnliche Eindrücke hinterlassen (vgl. SCHMIDT 1959, Abb. 31). Eine besondere Rolle spielt dabei eine gewisse Staffelung der Zehen I bis IV, die charakteristische Position von Zeh V und eine mögliche Trennung des proximal von Zeh V gelegenen Sohlenanteils von der übrigen Sohle. Es handelt sich dabei ausschließlich um Formen, wie sie für den Cornberger Sandstein typisch sind; nämlich um die Gattungen:

"Anhomoiichnium" (Akropus)

Palmichnus

Phalangichnus

Der Formenkreis 6 der Abbildung 73 umfaßt eine der wenigen wirklich unverwechselbaren Formen. Diese Unverwechselbarkeit wird durch die charakteristische Anordnung und Längenverhältnisse der Zehen I bis IV, den weit zurückliegenden Zeh V und durch die kleine Sohle erreicht.

Zu diesem Formenkreis zählt die Gattung:

Dromopus

In bestimmten Erhaltungsformen sind Ähnlichkeiten mit rezenten Lacertiliern nicht ausgeschlossen.

Anmerkung:

Auf die Gattungen Laoporus und Chelichnus kann hier nicht näher eingegangen werden, da zu wenig Material vorhanden ist.

3.3. Systematische Abhandlung der einzelnen Arten

- 3.3.1. Anthichnium salamandroides (GEINITZ, 1861); (Abb. 74-81; Tab. 14).
- 1861 Saurichnites salamandroides n. sp. - GEINITZ, Dyas I: S. 4, Taf. 1.
- 1897 b Ichnium tetradactylum nov. - PABST, Thierfährten in dem mittleren Rothliegenden von Tabarz in Thüringen: S. 87, Fig. 3, 4.
- 1899 Saurichnites salamandroides. - FRIC (FRITSCH): Die Fauna der Gaskohle und Kalksteine der Permformation Böhmens: S. 94, 95, Fig. 394 (3,4).
- 1900 I. anakolodactylum nov. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Thierfährten in dem Rothliegenden Deutschlands: S. 55, 60.
- 1905 a I. rhopalodactylum, kalnanum. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten aus dem Rotliegenden Deutschlands. II: S. 10.
- 1908 I. anakolodactylum, kabarzense. - PABST, Die Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands": S. 93, Fig. 31, Taf. 23 (2,3).
- 1923 Anthichnium anakolodactylum. NOPCSA, Die Familien der Reptilien: S. 135.
- 1952 Ichnium sp. - REMY, Bemerkungen zur Stratigraphie der Ilfelder kohleführenden Serie und Mitteilungen über einen Wirbeltierfährtenrest, Ichnium sp.: S. 76, Taf. 2.
- 1970 Anthichnium salamandroides. - HAUBOLD, Versuch einer Revision der Amphibienfährten des Karbon und Perm: S. 89, Bild 3 E, 14, Maße: Tabelle 2.
- 1971 a A. salamandroides. - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium: S. 13, Abb. 10 (1, 2).
- 1971 b A. salamandroides. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Permosiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes: S. 19, Abb. 5 (1).
- 1973 A. salamandroides. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas: S. 7, Bild 6,7.
- 1973 A. salamandroides. - HAUBOLD & SARJEANT, Tetrapodenfährten aus den Keele und Enville Groups (Permokarbon: Stefan und Autun) von Shropshire und South Staffordshire, Großbritannien: S. 898, 912, Abb. 2 (1), Tab. 2, 5, Taf. I, II, III.

- 1974 A. salamandroides. - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfährten:
S. 63, 64, 75, 80, 96, 153; Abb. 39 (1), 48 rechts.
- 1976 A. salamandroides. - FICHTER, Die Tetrapodenfährten aus dem
Unterrotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan:
S. 90, 91; Tab. 1.
- 1976 A. salamandroides. - SCHULTHEISS, Ein neuer Fährtenfund-
punkt im Unterrotliegenden des Saar-Nahe-Beckens.

Holotypus: DM 5 (167/7)

Locus typicus: Podkrkonose Piedmont Becken - Horni Kalná (Ober-
Kalná)

Stratum typicum: Ob. Libstat Serie, Kalná Horizont, Unt. Perm

Material: K 8, LET 109, LET 95, LET 58, LET 155, LET 63, LET 170,
LET 313, LET 286, LET 169, LET 287, IMS-F3d-3, LET 263,
K 12, K 7, Lsch 259, JEC-F1-4, K 6, SOB-ANT-1u, SOB-ANT-2u, SOB-ANT-3u, ALT-Ant-1, Ssch-1.
(Unterstrichen = abgebildetes Material)

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet, ein etwas
unsicherer Eindruck liegt aus den Altenglan Schichten vor (Abb.
74 G), gesichert ist das Vorkommen ab ob. Lauterecken Schichten
bis unt. Wadern Schichten.

Beschreibung:

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 76, 77, 78; Tab. 14):

Quadrupede Fährten mit streng (primär) alternierender Anordnung
der Einzelfährten. Die Handeindrücke liegen stets dicht vor den
Fußeindrücken, primäres randliches Übertreten der Handeindrücke
durch die Füße ist im Verlauf nahezu jeder Fährte in mehr oder
weniger starkem Ausmaß zu verzeichnen, was ganz offensichtlich
auf ein "short bis very short coupled" Tier als Fährtenenerzeuger
hindeutet. Die Gangbreiten der Vorderextremitäten können erheblich
niedriger sein als die der Hinterextremitäten, dementsprechend
lassen sich für die Handeindrücke Schrittwinkel zwischen 89 und
121 Grad ermitteln, für die Fußindrücke dagegen Winkel zwischen
71 und 104 Grad. Kennzeichnend für Anthichnium salamandroides ist
der große relative Stride, der das 1,7-fache der Rumpflänge be-
tragen kann, als direkte Folge einer für die Lokomotion günstigen
Körperproportionierung; in der Regel übertrifft das Verhältnis
Stride:scheinbare Rumpflänge den Wert 1,4. Die scheinbaren Rumpf-
längen rangieren zwischen 74 und 32 mm. Eine gerade oder schwach
sinusförmig gebogene Schwanzschleifspur kann vorhanden sein.

Abb. 74 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Anthidium salemandroides: A) Jec-
 Fi-4, B) LER 155; C) LER 155;
 D) K 8; E) SOB-Ant-2u; F) Seoh-1;
 G) ALT-Ant-1; alle ca. x2,6.
 p = Fußeindruck, m = Handein-
 druck; V = fünfter, I = erster
 Zeh (von innen nach außen ge-
 zählt).

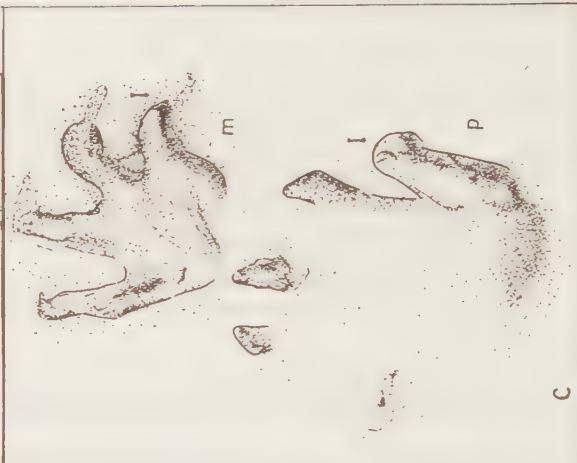
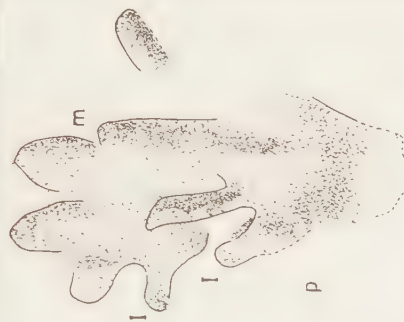


Abb. 75: Verschiedene Überlieferungsvarianten von Anthichnium salamandroides: A) SOB-Ant-1u; B) SOB-Ant-3u; C) LET 286; D) K 8. A) x2,8, B) x2,7, C) x3,0, D) x 2,6. p = Fußeindruck, m = Handeindruck, I = erster, V = fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).



D

C

B

A



Abb. 76: Anthichnium salamandroides-Fähr-
te, LET 58, ca. x 0,85.



Abb. 77: Anthichnium salamandroides-
 Fährte mit Schleifspuren der
 Hand- und Fußzehen, ca. x0,85,
 LET 155.

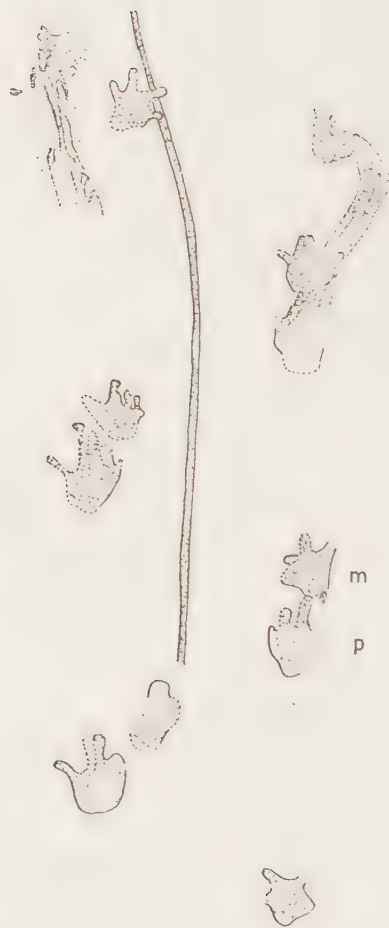


Abb. 78: Anthiohni-
um salamandroides-
Fährte, LET 263,
Übergang von Geh-
zur Schwimmfährte,
ca. $\times 0,85$.



Morphologie der Fuß eindrücke (Abb. 74, 75):

Die eher semiplantigrad als plantigrad gehaltenen Füße hinterlassen auf geeignetem Substrat fünfzehige Eindrücke mit längstem IV. Zeh. Die Zehenlängen nehmen von I nach IV recht gleichmäßig zu, während der etwas zurückliegende V. Zeh noch etwa so lang ist wie II. Meist sind von den fünf Zehen nur die inneren Zehen I bis III mehr oder weniger vollständig abgebildet, Zeh IV nur mit seinen distalsten Abschnitten, und Zeh V schließlich fehlt entweder ganz im Eindruck oder ist nur mit seiner Spitze eingedrückt. Die geringe Spreizung aller Zehen - bei dem abgebildeten Material betragen die Zehenwinkel I/IV 30 bis 59 Grad und I/V bis 70 Grad - läßt den Fuß-eindruck relativ "schlank" und länger als breit erscheinen. Dies kann jedoch nur als taxonomisches Kriterium von untergeordneter Bedeutung gewertet werden, da der Grad der Zehenspreizung in starkem Maße von der Beschaffenheit des Substrates beeinflusst wird. Größerer taxonomischer Wert kommt generell der zur Fortbewegungsrichtung parallelen Orientierung der Fußachsen zu, was für die oft schwierige Abgrenzung gegenüber *Amphisauropus imminutus*-Fährten eine große Rolle spielt.

Als Folge der subdigitigraden Fußhaltung und der bevorzugten Belastung der inneren Fußbereiche ist nur die proximo-mediane Fußbegrenzung scharf fixiert, während die proximalen und lateralen Begrenzungen undeutlich oder "fließend" sind. Bei deutlicher Begrenzung zeigt die Fußsohle eine rechteckige bis subquadratische Gestalt. Nur von Zeh I ist die Basis immer deutlich eingedrückt und meist "wulstig" vom übrigen Sohlenbereich abgesetzt, was auf ein kräftiges Basispolster schließen läßt. Weitergehende Aussagen über Hautpolster oder gar über Phalangenbegrenzungen sind nicht möglich.

Die Zehen enden stumpf, gelegentlich vorkommende spitze Enden sind als Rutsch- oder Gleitspuren zu deuten, nicht jedoch als ein Beweis für eine Bewehrung der Zehen durch Krallen oder Klauen. Die Fußlängen reichen von etwas mehr als 10 bis über 20 mm.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 74, 75):

Die plantigraden Handeindrücke sind kleiner und gedrungener als die Fuß eindrücke und echt tetradactyl mit längstem III. Zeh. Die Zehenlängen nehmen von I nach III recht gleichmäßig zu, Zeh IV ist in etwa so lang wie Zeh II. Durch die gleichmäßigere Belastung der Vorderextremität ist der Handeindruck meist vollständiger als der

Fußeindruck, so daß in der Regel alle vier Zehen abgebildet sind, deren Basen annähernd auf einem Bogen liegen. Die Zehenspreizungen sind recht variabel, bei dem abgebildeten Material liegen die Zehenswinkel I/IV zwischen 64 und 105 Grad. Die Handachse ist immer zur Mittellinie geneigt, gelegentlich in so starkem Grade, daß Zeh I nahezu senkrecht zur Fortbewegungsrichtung weist. Hand- und Fußachsen können in ihren Richtungen divergieren, oft aber kann auch beobachtet werden, daß die Handzehen III und IV den entsprechenden Fußzehen parallel ausgerichtet sind, ein Merkmal übrigens, das auch bei rezenten Schwanzlurchen auftritt. Die proximo-mediane und die laterale Begrenzung des Eindruckes ist meist deutlich, die proximale Begrenzung dagegen "fließend". Die Handsohle zeigt eine subquadratische Gestalt. Über Hautpolster und Phalangenbegrenzungen können keine Aussagen getroffen werden. Die Zehen enden stumpf, lassen aber gelegentlich "Schlepp"- oder Gleitspuren erkennen. Die Handlängen liegen zwischen 7,5 und 16 mm.

Variationsbreite:

Die Abbildungen 74 und 75 zeigen die morphologische Variationsbreite von Anthichnium salamandroides-Hand und Fußindrücken.

1. Grundsätzlich gilt, daß die subdigitigrade Fußhaltung und die bevorzugte Belastung der inneren Fußbereiche eine vollständige Überlieferung der Fußmorphologie nicht erlauben. In der Regel werden die lateralen und proximalen Fußabschnitte weitgehend unterdrückt, sehr deutlich wird dies in den Abbildungen 74 C; 75 B, C.
2. In Ausnahmefällen kann es auf einem weichen Untergrund zu einer mehr oder weniger vollständigen Überlieferung der Fußmorphologie kommen (Abb. 74 B, E). So läßt etwa die Abbildung 74 B die Fußzehen I, II und III relativ gut erkennen, während die Zehen IV und V nur mit ihren distalsten Abschnitten deutlich sichtbar sind. Der subquadratische Umriß der Fußsohle ist zumindest angedeutet, wenn auch ihre Begrenzungen sehr fließend sind. Daß das Sediment zum Zeitpunkt der Fährtenenerzeugung ziemlich weich gewesen sein muß, beweisen die Schleifspuren der Zehen (Abb. 77). Die von den Hinterextremitäten verursachten Schleifspuren liegen dabei offensichtlich lateral der Hand- und Fußindrücke, während die Schleifspuren in der Fährtenmitte nach der Anzahl der "Kratzer" von den Vorderextremitäten stammen, was recht unge-

wöhnlich und nicht näher erklärbar ist. Der Fußeindruck der Abbildung 74 E stellt mit seinem hakenförmig gebogenen V. Zeh und der langgezogenen von den Zehen abgesetzten Fußsohle eine besondere morphologische Variante dar, die nach den aus den Rezentversuchen gewonnenen Erkenntnissen auf ein sehr weiches, toniges oder siltiges Substrat zurückzuführen sein muß.

3. Eine häufige und für A. salamandroides recht typische Überlieferungsform läßt vom Fuß nur die Zehenspitzen erkennen, wie dies in Abbildung 75 A annähernd angedeutet ist.
4. Einen ganz entscheidenden Einfluß auf das morphologische Erscheinungsbild übt die Größe des Hand-Fuß-Abstandes aus. Bei relativ großen Abständen sind die Hand- und Fußeindrücke klar unterscheidbar. Sehr oft zeigt aber gerade A. salamandroides primäres Übertreten der Handeindrücke durch die Füße. Dies kann in Einzelfährten resultieren, bei denen die Hand- und Fußeindrücke nur noch teilweise oder nicht voneinander zu trennen sind.
5. Wie die Abbildungen 74 und 75 zeigen, liegen im Falle der Vorderextremitäten die morphologischen Varianten zwischen den beiden folgenden Extremfällen: relativ schmaler Eindruck mit langen, schlanken Zehen (Abb. 74 A) und sehr plumper, breiter Eindruck mit kurzen, dicken Zehen (Abb. 74 F, 75 D). Wahrscheinlich spielt hier nicht nur die Sedimentbeschaffenheit, sondern auch der individuelle Größen- und Gewichtsunterschied eine entscheidende Rolle. Kleine, leichte Tiere hinterlassen entsprechend flache, schlanke Eindrücke, während große, relativ schwere Tiere auf ähnlich weichem bzw. nur geringfügig weicherem Sediment bereits tiefe, plumpe Eindrücke erzeugen.
6. Die Fährtenatur des in Abbildung 74 G dargestellten "Eindruckes" ist, obwohl stark an einen Anthichnium-Handeindruck erinnernd, etwas fraglich. Denkbar ist durchaus, daß auf einem etwas weniger stark nachgebenden Substrat Handeindrücke von A. salamandroides in dieser Form überliefert werden. Sollte es sich tatsächlich um einen Handeindruck handeln, so muß dies als bisher stratigraphisch tiefster Nachweis von Anthichnium salamandroides gelten.

Aus den in Tabelle 14 erfaßten Fährten lassen sich scheinbare Rumpflängen zwischen 32 und 74 mm ableiten. Der Pace der Hinterextremitäten bewegt sich zwischen 36,6 und 76,3 mm, der der Vorder-

extremitäten zwischen 32,5 und 71 mm. Die Hand-Fuß-Abstände reichen von 7,8 mm bis 21,5 mm. In der Regel sind die Gangbreiten der Hinterextremitäten mit 25,5 bis 56,25 mm größer als die der Vorderextremitäten mit 20,1 bis 42,33 mm. Dementsprechend reichen die Schrittwinkel der Hinterextremitäten von 71 bis 104 Grad, die der Vorderextremitäten dagegen von 87 bis 127 Grad. Das Verhältnis von Stride:scheinbare Rumpflänge, dem eine gewisse Aussagekraft über das lokomotorische Leistungsvermögen und/oder über die Intensität der lateralen Körperundulationen zugestanden werden kann, liegt bei ca. 55 % des Materials über 1,5, bei ca. 33 % zwischen 1,4 und 1,5 und bei nur 11 % unter 1,4. Es kann daraus sicherlich gefolgert werden, daß ein relativer Stride über dem 1,4-fachen der Rumpflänge in diesem Falle als artspezifisch gelten kann. Andererseits kann ein Verhältnis unter 1,4 auf schwierige Untergrundbedingungen zurückzuführen sein.

Hingewiesen sei noch auf die unterschiedlichen Hand- und Fußstellungen relativ zur Fortbewegungsrichtung. Bei den Hinterextremitäten herrscht allgemein die Tendenz zur parallelen Orientierung der Fußachsen zur Fortbewegungsrichtung vor, kleinere Abweichungen nach innen (+ 9 Grad) oder nach außen (- 25 Grad) sind möglich (vgl. Abbildungen 76, 77, 78). Die Handachsen dagegen sind niemals nach außen gerichtet, allenfalls parallel zur Fortbewegungsrichtung, meist sind sie jedoch stark nach innen gedreht (bis 70 Grad).

Belastungsverhältnisse (Abb. 79-1, A, B):

Bei der systematischen Abhandlung der einzelnen Fährtenarten wird versucht, die Belastungsverhältnisse in zwei verschiedenen Richtungen, und zwar in antero-posteriorer wie in medio-lateraler Richtung zu analysieren. Dazu werden ein oder mehrere Längsschnitte durch die Fußindrücke in der Fußachse und Querschnitte - von proximal nach distal fortlaufend - senkrecht zur Fußlängsachse geführt.

Die Querschnitte der Abbildung 79-1B (a-d) zeigen eindrucksvoll, wie stark das Gefälle des Eindruckes und damit auch das Belastungsgefälle von außen nach innen ist. Dem Fuß wird damit während der Lokomotion gewissermaßen eine Pronationsstellung aufgezwungen. Eine Folge dieser erzwungenen Pronation ist, daß die Zehen IV und V mit ihren basalen Teilen in der Regel nicht zum Abdruck gelangen (b), sondern bestenfalls während des Abrollens mit ihren distalsten

Abschnitten eingedrückt werden (c, d). Querschnitte in Höhe der Zehenspitzen III und IV (d) lassen klar die größere Eindringtiefe von Zeh III gegenüber IV erkennen und bestätigen damit, daß auch während des Abrollens diese Pronation beibehalten wird.

Diese aus einem hohen Innendruck resultierende Pronation ist meines Erachtens typisch für einen primitiven, amphibischen Fußbau mit diskreten proximalen Tarsus-Elementen: Fibulare, Intermedium und Tibiale. Nach SCHAEFFER (1941, S. 419) artikuliert (bei einer unspezialisierten Amphibien-Hinterextremität) die Tibia am stärksten mit dem Femur und stellt deshalb im oberen Abschnitt des Unterschenkels zweifellos das gewichtstragende Element dar. Im cruro-tarsalen Niveau jedoch ist die Fibula in einer wesentlich günstigeren Position, um das Gewicht an den Tarsus und die Zehen weiterzuleiten. Demnach muß nach SCHAEFFER im Unterschenkel eine Gewichtsübertragung von der Tibia auf die Fibula mit Hilfe bestimmter Muskeln, insbesondere des M. pronator profundus und M. interosseus cruris stattfinden. Das kann also bedeuten, daß ein sehr großer Teil des Körpergewichtes über die Fibula an den Tarsus weitergeleitet wird. Durch die Art der Gelenkung der Fibula mit dem Tarsus bei einem primitiven Tetrapoden (etwa Trematops) wird davon sicherlich ein geringerer Teil direkt über das Fibulare an die Tarsalia 4 und 5 und von diesen an die korrespondierenden Metatarsalia und Phalanges weitergegeben. Der vermutlich größere Teil wird wahrscheinlich über das Intermedium und Centrale 2 an die Tarsalia 1, 2, 3 weitervermittelt und von diesen an die entsprechenden Metatarsalia und Zehen. Daneben kann aber auch ein geringerer Anteil des Körpergewichtes von der Tibia über das Tibiale direkt auf die Innenseite des Fußes übertragen werden; so daß sich hier letzten Endes der Belastungsdruck summiert, wodurch der Fuß in eine Pronationsstellung gezwungen werden kann. Naturgemäß vergrößert eine derartige Pronationsstellung bei der Extremitätenstellung dieser Tiere das Risiko des seitlichen "Wegrutschens" der Füße. Dieser Gefahr wird m.E. dadurch begegnet, daß auf schwierigem Untergrund die Vorderextremitäten gewissermaßen eine stabilisierende Funktion ausüben. Dies wird sehr deutlich in der Fährte LET 155 (Abb. 77), bei der die Hand- und Fußindrücke derart zueinander angeordnet sind, daß die Bereiche ihrer größten Eindringtiefen und damit der größten Belastung in der Fortbewegungsrichtung exakt aufeinander folgen, die angreifenden Kräfte aber entgegengesetzt sind. Während

der Fuß Innendruck zeigt, liegt die größte Belastung bei den Handeindrücken in dieser Fährte auf den lateralen Bereichen. Die Handeindrücke sind also in Supinationsstellung gezwungen. Insgesamt gesehen müßte dadurch eine stabilisierende Wirkung während der Lokomotion auf den Körper ausgeübt und vor allem bei schwierigem Untergrund die Lokomotion effektiver gestaltet werden.

Die Längsschnitte durch verschiedene Fuß eindrücke der Abbildung 79-1 A lassen je nach Sedimentbeschaffenheit wechselnde Eindruckstiefen erkennen. Sämtliche Kurven zeigen eine große Eindrucktiefe und damit Belastung im proximalen Fußabschnitt, eine Verflachung der Eindrücke und damit eine Abnahme der Belastung zu dem mit MT gekennzeichneten Ende des Metatarsal-Abschnittes hin und eine erneute Zunahme der Eindruckstiefen und damit der Belastung in den proximalen und distalen Zehenabschnitten.

Belastungsminima sind in drei verschiedenen Positionen zu beobachten:

1. in den proximalen Zehenabschnitten
2. bei MT
3. proximal von MT

Dies deutet auf Bewegungsmöglichkeiten zwischen den proximalen Phalanges, zwischen den Phalanges und Metatarsalia sowie zwischen Tarsalia und Metatarsalia hin. Eine besondere Rolle spielen dabei die Bewegungsmöglichkeiten in zuletzt genannter Position. Denn dies bedeutet, daß kein cruro-tarsaler Fußbau vorliegen kann. Bei einem cruro-tarsalen Fußbau liegt nämlich die funktionelle Fußgelenkung zwischen Unterschenkel und Fuß, während der Fuß selbst relativ konsolidiert ist. Demnach dürfen proximal von MT keine so scharfen Druckentlastungen zu beobachten sein, wie sie beispielsweise die gepunktete Kurve der Abbildung 79-1 A zeigt.

Zusammenfassend läßt sich sagen: aus den Belastungsverhältnissen kann man mit einigen Vorbehalten auf einen primitiven, amphibischen Fußbau schließen.

Schwanzschleifspur (Abb. 80):

Bei verschiedenen Fährten ist eine gerade bis leicht sinusförmig verlaufende Schwanzschleifspur zu verzeichnen. Ihr Querschnitt kann sehr unterschiedlich sein (Abb. 80, I-III). Die zentrale Vertiefung kann sich in zwei schmale Furchen (Positiverhaltung!) aufspalten, die einen relativ schmalen, asymmetrischen Wulst oder eine breite, flache Leiste zwischen sich einschließen (Abb. 80, I, II). Die zentrale Vertiefung kann aber auch ungegliedert, mehr oder weniger breit und eher U- als V-förmig sein. Die lateralen Wälle sind asymmetrisch und können durch schwach ausgeprägte Mulden bzw. Furchen gegliedert sein (Abb. 80, III). Die Ausbildung der Schwanzschleifspur ist in erster Linie von der Beschaffenheit des Sedimentes abhängig und liefert keinerlei Hinweise auf die Struktur des Schwanzes. Da jedoch bei A. salaman-droides häufiger als bei den übrigen fossilen Fährten Schwanzschleifspuren zu beobachten sind, kann nach den aus den Rezentversuchen gewonnenen Erfahrungen auf einen lateral komprimierten Schwanz des fährtenenerzeugenden Tieres geschlossen werden.

Die Erhaltung der Abbildung 80 I, II) deuten auf weiches kohäsives Sediment, während III auf nicht kohäsives, aber weiches und nasses Sediment hinweist.

Abb. 80:

Blochmodelle von Schwanzschleif-
spuren:

Anthichnium salamandroides

I



II



III



IV



V



VI



VII



VIII



Amphisauropus imminutus

Gilmoresichnus brachydactylus

Varanopus microdactylus

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 81 A):

Eine Berechnung der Körperproportionen aus den Fährten Daten führt zu folgenden Ergebnissen: Es handelt sich um Tiere mit relativ langen Extremitäten im Vergleich zur Rumpflänge. Der coupling value liegt zwischen 0,60 und 0,75. Vermutlich liegen diese Werte etwas zu tief, da die aus den Fährten ermittelten scheinbaren Rumpflängen stets etwas kleiner ausfallen, dennoch dürften die Fährtenenerzeuger ausschließlich in PEABODYs (1959) short coupling-Bereich fallen. Für die einzelnen Extremitätenabschnitte lassen sich folgende Längen hypothetisch festlegen:

Femurlängen: 7,50-16,00 mm
Tib./Fib.-Längen: 7,50-15,00 mm
Humeruslängen: 7,00-15,00 mm
Rad./Ulna-Längen: 7,55-16,00 mm

Basierend auf den Daten der Fährte LET 63 wurde eine Rekonstruktion der Körperproportionen eines möglichen Fährtenenerzeugers versucht (Abb. 81 A). An dieser Stelle soll ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß mit solchen hypothetischen Rekonstruktionen nur die Körperproportionen, nicht aber etwa irgendwelche osteologische oder weichteilanatomische Strukturen dargestellt werden sollen. Die angedeutete Schattierung erfolgte lediglich zur besseren räumlichen Darstellung. Die errechneten Körpermaße sind in diesem speziellen Falle:

Femurlänge:	14,45 mm	coupling value = 0,72
Tib./Fib.-Länge:	12,77 mm	Unterschenkel/Oberschenkel = 0,88
Fußlänge:	20,00 mm	Unterarm/Oberarm = 0,95
Humeruslänge:	12,20 mm	Humeruslänge/scheinbare
Rad./Ulna-Länge:	11,66 mm	Rumpflänge = 0,19
Handlänge:	16,00 mm	
scheinbare Rumpflänge:	63,50 mm.	

Acetabulum und Glenoid können sich während gewisser Lokomotionsphasen (und vorausgesetzt Humerus und Femur schwingen in einer horizontalen Ebene) in einer Höhe von 9 bzw. 7,6 mm befinden, woraus eine geringe Neigung der funktionellen Körperachse nach cranial resultieren würde. Zusammen mit einem relativ schweren

Abb. 81:
Hypothetische Rekonstruktionen der Körperproportionen
von A) *Anthichnium salamandroides*, basierend auf den
Daten der Fährte LET 63; B) *Limnopus* sp., basierend
auf den Daten der Fährte LET 314-2; C) *Amphisau-
ropus imminutus*, basierend auf den Daten der Fährte
LET 19.



Schädel könnte dies zu der beobachteten gleichmäßigeren Belastung der Vorderextremitäten beitragen. Über die Schwanzlänge sind keine Angaben möglich. Möglicherweise zeichnen sich die Fährten-erzeuger durch einen mehr oder weniger langen, lateral komprimierten Schwanz aus, da im Verlauf der Fährten öfters Schwanzschleifspuren zu beobachten sind.

Die Rekonstruktion des Tieres über den Fährten mit den errechneten Extremitätenlängen war nur unter der Annahme beträchtlicher lateraler Körperundulationen möglich, wodurch die Rumpflänge etwas vergrößert wird. Tatsächlich dürften laterale Körperundulationen während der Lokomotion ausgeführt worden sein, wie gelegentlich vorhandene sinusförmig gebogene Schwanzschleifspuren beweisen.

In dem System OLSON's (1976) wären die Erzeuger von Anthichnium salamandroides-Fährten dem Bereich II anzugliedern, der die aktiven Tiere umfaßt. Selbst wenn die errechneten Werte für die Humerus- und Radius/Ulna-Längen als unsicher gelten mögen, zeichnet sich dennoch eine Tendenz zu großen Radius/Ulna-Längen ab, wie sie etwa auch bei so terrestrisch gut adaptierten Reptilien wie Petrolacosaurus und Araeoscelis zu verzeichnen sind. Demnach wäre dem Erzeuger von Anthichnium salamandroides-Fährten eine hervorragende terrestrische Adaptation zu attestieren. Andererseits zeigten aber die rezenten Versuche, daß hohe lokomotorische Leistungsfähigkeit nicht allein auf einem günstigen R/H-Verhältnis gründet, sondern auch auf einer Ausgewogenheit in der Proportionierung zwischen Vorder- und Hinterextremitäten. Gerade diese Ausgewogenheit scheint im Falle von Anthichnium nicht ganz verwirklicht zu sein, so daß gewisse die Aktivität betreffende Einschränkungen gemacht werden müssen, betrachtet man die Gesamtheit des Materials.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Die vierzehigen Hände und die einseitige Belastung der Hinterextremitäten (Innendruck) weisen die Erzeuger der Anthichnium salamandroides-Fährten eindeutig als Amphibien aus, deren Körpergröße - grob geschätzt - rund 20 cm betragen haben dürfte. Nach ihrem Gesamthabitus (Abb. 81 A) waren sie vermutlich schlank und relativ hochbeinig, die Anzahl der präsakralen Wirbel dürfte relativ gering gewesen sein. All diese Merkmale könnten zwanglos mit den im saar-pfälzischen Rotliegenden so häufigen Branchiosaurier in Übereinstimmung gebracht werden. Hinzu kommt, daß die Humerus- und Femurlängen der Branchiosaurier in den aus den Anthichnium salamandroides-Fährten berechneten Dimensionsbereich hinein reichen. Allerdings zeigen nach meinen bisherigen Erfahrungen die Extremitäten aller Branchiosaurier sehr spezielle Proportionen. Die Verhältnisse Tibia/Femur und Radius/Ulna liegen in der Regel bei rund 0,5. Es ist jedoch nach BOY (mündl. Mitteilung) auch ein Branchiosaurus petrolei vorhanden, dessen Tibia/Femur-Verhältnis mehr als 0,7 beträgt. Aus den Anthichnium-Fährten lassen sich dagegen Verhältnisse für Unterschenkel/Oberschenkel und Unterarm/Oberarm zwischen 0,53 und 0,93 bzw. 0,92 und 1,47 errechnen. Für die Hinterextremitäten ergibt dies ein Durchschnitt von 0,74, für die Vorderextremitäten von 1,08. Die größten Unterschiede bestehen also bei den Vorderextremitäten. Auch wenn man der Berechnung der Vorderextremitätenabschnitte eine größere Fehlerquote zugrunde legen würde, so scheint dennoch eine Tendenz zu sehr langen Unterarm-Abschnitten zu bestehen. Aus diesem Grund halte ich die bisher bekannten Branchiosaurier nicht für die Erzeuger der Anthichnium-Fährten. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß bisher nicht bekannte, sehr gut terrestrisch adaptierte Branchiosaurier oder deren engste Verwandte Fährten vom Typus Anthichnium salamandroides erzeugt haben könnten.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Meines Erachtens sind die Erzeuger von Anthichnium salamandroides-Fährten unter den Vertretern der Temnospondylen-Überfamilie Dissorophoidea, die nach BOY (1972) u.a. auch die Familien Micromelerpetontidae und Branchiosauridae umfaßt, zu suchen.

Morphologische Bedenken bestehen sicher nicht, da die Hand- und Fußskelette der Temnospondylen sich unproblematisch in den Formenkreis 1 einfügen lassen.

Tabelle: 14 Name von: Ansbachmum auf: und: des											
Material:	K 8	LET 109	LET 95	LET 58	LET 155	LET 63	LET 170	LET 313	LET 286	LET 169	
Strido	in mm	37,75	112,75	89,50	98,50	93,00	90,50	89,50	15,75	92,00	
Fuß	in mm	72,62	71,33	70,66	70,00	65,75	65,00	61,66	61,33	61,00	
Paco	in mm	62,66	66,66	59,50	54,16	55,50	59,83	56,66	57,33	54,00	
Abstand Hand-Fuß	in mm	17,75	13,00	20,50	21,50	20,00	15,37	15,75	17,25	19,25	
Fuß	in mm	45,66	42,33	56,25	51,50	46,50	46,50	43,50	43,00	41,00	
Gangbreite	in mm	39,66	33,33	36,00	26,20	31,25	42,33	33,00	31,60	33,00	
Hand	in mm	61,75	72,00	60,00	68,00	63,50	62,50	59,00	62,00	61,00	
Rumpflänge	in mm	104,50	104,75	75,50	85,30	90,00	88,00	91,00	80,00	95,00	
Schrittwinkel	in Grad	110,50	127,00	104,00	121,00	103,50	96,00	107,00	105,00	99,00	
Zoh III zur Fuß	in Grad	-17: -20	--	--	± 0	± 0	-25: -9	--	-8: ± 0	-12: ± 0	
Mittellinie Hand	in Grad	+10	--	± 0: -19	+43: +57	+14: +38	+23: +45	--	+0: +35	+51: +76	
Länge	in mm	(25,00)	--	22,00	23,00	(20,00)	(24,50)	(19,00)	19,00	(20,00)	
Fuß	in mm	--	--	--	19,00	--	--	--	--	(18,00)	
Breite	in mm	--	--	15,00	15,50	16,00	14,00	--	--	(14,00)	
Hand	in mm	--	--	--	18,00	17,00	14,00	--	--	(14,50)	
Fuß Zoh I	in mm	7,50	--	7,00	7,00	5,00	(4,00)	--	(3,50)	(4,00)	
II	in mm	7,50	--	9,00	9,00	8,00	9,00	--	8,50	8,00	
III	in mm	9,60	--	--	11,00	10,50	11,00	--	10,50	10,00	
IV	in mm	9,60	--	--	12,00	--	--	--	(11,00)	--	
V	in mm	9,60	--	--	(8,00)	--	--	--	--	--	
Hand Zoh	in mm	3,20	--	3,40	5,00	3,00	3,00	--	(3,00)	3,00	
I	in mm	4,00	--	5,40	(5,50)	7,00	7,00	--	5,00	2,00	
II	in mm	4,00	--	7,00	8,50	8,50	7,00	--	(5,50)	2,00	
III	in mm	4,00	--	6,50	8,00	7,00	6,00	--	5,00	5,00	
IV	in mm	4,00	--	--	--	--	--	--	--	--	
V	in mm	4,00	--	--	--	--	--	--	--	--	
Strido: Fußlänge	in mm	5,72: 1	5,68: 1	4,06: 1	4,28: 1	4,65: 1	(3,69: 1)	(4,73: 1)	0,51: 1	(4,60: 1)	
Strido: Rumpflänge	in mm	1,61: 1	1,50: 1	1,49: 1	1,44: 1	1,46: 1	1,44: 1	1,51: 1	1,38: 1	1,50: 1	

Tabelle 14 Mado von Anthleophium salmandroides		11	12	13	14	15	16	17	18
Material:		LET 287	INS-F34-3	LET 263	K 12	K 7	Laeb 359	JEG-F1-4	K 6
Strido	in mm	88,33	86,00	85,66	79,75	59,70	56,16	54,75	52,00
Fuß	in mm	60,50	57,00	55,66	52,50	47,28	45,25	37,66	36,60
Pace	Hand	56,60	55,50	50,70	46,33	39,54	38,87	36,00	32,50
Abstand Hand-Fuß	in mm	13,00	10,83	16,00	14,62	10,42	11,70	9,75	7,80
Fuß	in mm	41,00	38,00	43,00	37,83	36,41	34,62	27,00	25,50
Gangbreite	Hand	36,50	36,00	36,10	27,83	26,91	27,37	22,50	20,10
Rumpflänge	in mm	58,50	55,00	59,00	50,00	38,90	38,66	31,75	32,60
Schrittwinkel	in Grad	95,16	97,00	71,25	87,50	76,80	75,33	89,50	89,60
Hand		88,10	97,00	87,00	104,50	93,35	89,33	103,00	105,50
Zoh III zur Fuß	in Grad	$\frac{+}{-} 0 - (-7)$	--	$\frac{+}{-} 0$	--	--	--	$\frac{+}{-} 0$	$(+)-(-)$
Mittellinje	Hand	+7-+15	--	$\frac{+}{-} 0$	--	--	--	--	0 - + 17
Länge		21,00	21,00	(19,00)	--	--	--	15,86	(11,00)
Fuß Breite	in mm	(20,00)	16,50	(18,00)	--	--	--	9,86	(10,50)
Hand		15,00	16,50	(18,00)	--	--	--	11,20	(7,50)
Breite	in mm	14,50	12,00	(11,00)	--	--	--	7,73	(8,50)
Fuß Zoh I		5,00	(6,50)	(3,00)	--	--	--	2,13	(2,50)
II		7,00	8,00	6,00	--	--	--	3,73	4,00
III	in mm	8,50	8,50	8,00	--	--	--	6,13	5,00
IV		12,00	10,50	11,00	--	--	--	--	5,50
V		(10,00)	7,50	6,00	--	--	--	--	4,20
Hand Zoh I		--	--	3,50	--	--	--	1,86	2,20
II		7,00	--	3,50	--	--	--	2,66	2,70
III	in mm	8,00	8,30	6,00	--	--	--	4,53	3,20
IV		6,00	6,30	4,00	--	--	--	2,66	3,20?
V		--	--	--	--	--	--	--	--
Stridofußlänge		4,201	4,091	3,501	--	--	--	3,9514	4,8011
Strido: Rumpflänge		1,5011	1,5611	1,341	1,4911	1,5311	1,9511	1,5311	1,6011

3.3.2. Limnopus sp. MARSH 1894; (Abb. 79-2; 81 B; 82-87; Tab. 15)

Generotypus: Limnopus vagus MARSH 1894

Material: LET 7, 78; Lsch 484, Nied-Lim-1, Kap-Lim-1, IMS-F3-c-1,
LET 314-2, LET 9, Nie-Lim-1, IMS-F-3d-2, IMS-F3d-1,
IMS-F3d-5, Lsch 481, LET 14, LET 314-1, LET 34, LET 289,
LET 139, LET 69, SBO-1

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet und Rheinhessen; Wahnwegen Schichten (Kusel Gruppe) bis Rötelschiefer (Nahe Gruppe).

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 85, 86, 87; Tab. 15):

Quadrupede Fährten mit teilweise sehr unregelmäßig alternierender bis nahezu wechselseitiger Anordnung. Die Handeindrücke liegen wechselnd dicht vor den Fußeindrücken, randlich primäres Übertreten ist möglich, aber selten. Die teilweise unregelmäßige Anordnung insbesondere der Handeindrücke im Verlauf einer Fährte und die wechselnden Hand-Fuß-Abstände deuten auf ein Tier mit kleinem coupling value, aber teilweise sehr zögernder Gangart hin.

Die Gangbreiten der Vorderextremitäten können gelegentlich an die der Hinterextremitäten heranreichen, sind in der Regel jedoch bedeutend kleiner. Dementsprechend verhalten sich auch die Schrittwinkel: während die Vorderextremitäten Maximalwerte von 111 Grad erreichen, liegen die Werte der Hinterextremitäten in der Regel bei bzw. unter 90 Grad, in Ausnahmefällen kann auch einmal ein Winkel von über 100 Grad für die Hinterextremitäten gemessen werden (vgl. Tabelle 15).

Der relative Stride kann das 1,02- bis 1,46-fache der scheinbaren Rumpflänge betragen, liegt also etwas niedriger als bei Anthichnium salamandroides. Die Fußeindrücke können gerade nach vorn bzw. mehr oder weniger stark nach außen orientiert sein, während die Handeindrücke meist einwärts gedreht sind.

Die größten scheinbaren Rumpflängen liegen bei knapp 80 mm. Eine Schwanzschleifspur konnte bisher nicht nachgewiesen werden.



Abb. 82:

Liunopus sp.-Fährte mit sehr unregelmäßiger
Fährtenanordnung, LET 78, ca. 10,85.



Abb. 83:

Limnopus sp.-Fährte mit alternierender Fährtenanordnung, LET 314-2, ca. x0,85.



Abb. 84: Limnopus sp.-Fährte, zum Teil rekonstruiert,
 LET 9, ca. x0,85

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 85, 86, 87):

Die fünfzehigen Fußeindrücke zeigen plantigrade Fußhaltung an und scheinen ungefähr so breit wie lang zu sein. Die Zehenlängen nehmen von I nach IV stark zu, so daß die Spitzen dieser Zehe auf einem relativ eng gekrümmten Bogen liegen. Auf einem ebenso engen Bogen scheinen auch die Zehenbasen I bis IV zu liegen, lediglich Zeh V ist von diesem Bogen mehr oder weniger stark nach hinten abgesetzt. Die Länge von Zeh V kann nur bedingt mit den Längen der übrigen Zehen verglichen werden, er scheint in etwa so lang wie Zeh II zu sein.

Von den fünf Zehen werden nur im günstigsten Falle alle mehr oder weniger vollständig abgebildet, in der Regel erscheinen nur die inneren Zehen I bis III einigermaßen vollständig und deutlich im Eindruck, während Zeh IV oft nur undeutlich zu erkennen ist und Zeh V ganz fehlen kann. Die Zeheneindrücke I, II und III stellen mit ihrem oft zu beobachtenden engen Zusammenstehen eine morphologische Einheit dar, von der Zeh IV etwas abgesetzt ist (eine ähnliche Gruppierung wurde auch bei rezenten Lacertilier-Fährten beobachtet). Die Zehenspreizung ist relativ konstant, Zehenwinkel I/IV schwankt schätzungsweise zwischen 53 und 65 Grad, Winkel I/V kann etwa bis 95 Grad betragen. Die Zehen zeigen gelegentlich stark zugespitzte Endungen, was aber wahrscheinlich eher auf die Sedimentbeschaffenheit als auf eine Bewehrung der Zehen mit Krallen zurückzuführen ist. Die Begrenzungen der Zehen gegenüber dem umgebenden Sediment wie auch gegenüber der Fußsohle sind meist sehr fließend. Die Zehenspitzen sind gegenüber den proximaleren Zehenabschnitten nur wenig stärker betont.

Die Fußsohle ist bei vollständiger Ausbildung von rechteckiger Gestalt. Gelegentlich kann sie in einem "fersenförmigen" Fortsatz enden. Dessen unscharfe Begrenzungen, wechselnde Ausbildung und Position legt die Vermutung nahe, daß es sich um eine extramorphologische Erscheinung handelt, wie es HAUBOLD (1973, S. 8) formulierte. Vielleicht wird der Fuß am Schluß der "recovery" bzw. zum Beginn der "propulsive" Phase in einem sehr flachen Winkel dem Boden aufgesetzt, so daß er bei entsprechend weicher Unterlage quasi in das Sediment gleitet. Der proximo-mediane Sohlenbereich erscheint entsprechend seiner starken Belastung meist mehr oder weniger deutlich im Eindruck, während die proximalen und lateralen

Abschnitte fehlen können. Generell gilt aber, daß die Sohle gegenüber dem umgebenden Sediment nur äußerst fließende Grenzen zeigt.

Strukturen, die einen Hinweis auf Sohlen- oder Phalangenpolster liefern, sind in der Regel nicht vorhanden. Die Fußlängen bewegen sich (ohne den extramorphologischen "fersenförmigen" Fortsatz) zwischen 22 und 35 mm.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 85, 86, 87):

Die Handeindrücke sind generell vierzehig überliefert, scheinen also echt tetradactyl zu sein. Meist erscheinen alle vier Zehen im Eindruck, gelegentlich kann aber auch Zeh I nicht eingedrückt sein. Die Zehenlängen nehmen von I nach III recht gleichmäßig zu, die Spitzen dieser Zehen liegen auf einem flachen Bogen, ebenso ihre Basen. Zeh IV liegt schwach zurück und ist in etwa so lang wie II. Die Zehenspreizung ist variabel, der Winkel I/IV kann zwischen 64 und ca. 155 Grad liegen. Die Zehenspitzen sind rund und selten gegenüber den proximaleren Zehenabschnitten stärker betont. Die Begrenzungen der Zehen gegenüber dem umgebenden Sediment wie auch gegenüber der Handsohle sind meist äußerst unscharf zu fixieren.

Die Handsohle erscheint bei vollständiger Erhaltung breit rechteckig. Sie kann in einem nach proximal spitz zulaufenden "fersenförmigen" Fortsatz enden. Da diese Erscheinung relativ selten auftritt, dürfte sie wie bei den Fußindrücken ebenfalls auf die Art des Bewegungsablaufes während des Aufsetzens der Hand zurückzuführen sein und nicht primär auf den Handbau. Die Begrenzungen der Handsohle sind entsprechend dem oft vorherrschenden Außendruck lateral schärfer fixiert als proximal oder proximo-medial. In Abbildung 87 A scheint sich ein relativ großes zentrales Carpus-Polster abzuzeichnen, während der Metacarpus-Bereich von mehreren kleineren Polstern bedeckt zu sein scheint. Die Handlängen scheinen sich zwischen 12 und 23 mm zu bewegen.

Variationsbreite:

Bei dem fährtenenerzeugenden Tier muß der Schwerpunkt infolge eines relativ schweren Schädels weit vorne gelegen haben, denn nur so ist es zu erklären, daß oft deutliche und tiefe Handeindrücke den Verlauf einer Fährte markieren, die dazugehörigen Fußindrücke jedoch entweder äußerst unvollständig sind oder gänzlich fehlen. In Abhängigkeit von der Sedimentbeschaffenheit sind folgende morpho-

logische Varianten zu erkennen:

1. Weitgehend vollständiger Hand- und Fußeindruck. Hand sehr breit und mit breiten Zeheneindrücken. Fuß mit schlankeren Zehen und mit extra-morphologischer "Ferse" (Abb. 85 B).
2. Vollständiger Handeindruck, unvollständiger Fußeindruck. Handeindruck entweder gedrunken und breit (Abb. 87 B) oder infolge extra-morphologischer "Ferse" langes oval (Abb. 87 A). Fußeindruck mit bevorzugter Belastung der Zehen I, II und III, Sohle entweder relativ gleichmäßig, aber schwach belastet (Abb. 87 B) oder proximo-medianer Abschnitt bevorzugt belastet (Abb. 87 A).
3. Weitgehend vollständiger Handeindruck und unvollständiger Fußeindruck. Handeindruck mit extremem Außendruck. Fußeindruck mit relativ ausgeprägtem Innendruck. Fährtenanordnung äußerst unregelmäßig (Abb. 82; 86 C). Insgesamt verwaschene Eindrücke.
4. Unvollständiger Hand- und Fußeindruck. Bei Hand- und Fußeindruck Betonung der Zehenspitzen, wobei Handzehen I und die Fußzehen IV und V unterdrückt sind. Hand- und Fußsohle nur schemenhaft erkennbar, sehr verwaschen (Abb. 85 A).
5. Unvollständiger, morphologisch stark verfremdeter Handeindruck, undefinierbarer Fußeindruck. Handeindruck mit gratartig hervortretenden (Negativ) Zehen II und III, Zehen IV nur mit seinem proximalsten Abschnitt sichtbar. Handsohle kugelig aufgetrieben und deutlich von den Zehen abgesetzt (Abb. 86 A).
6. Undefinierbarer Handeindruck und nur annähernd erkennbarer Fußeindruck. Beide Eindrücke auf der Innenseite extrem tief eingedrückt, so daß ein sehr starkes, von innen nach außen abflachendes Relief (Negativerhaltung) entstand (Abb. 86 B).

Alle Eindrücke sind typisch für mehr oder weniger weiches Sediment, wobei allerdings die Durchfeuchtung stark unterschiedlich gewesen sein kann. Nach der Analyse der Eindrücktiefen ist beispielsweise der Eindruck der Abbildung 87 B typisch für sehr weiches Sediment. Im Falle der Abbildung 86 C dagegen scheint - nach den Eindrücktiefen zu urteilen - das Substrat weniger stark nachgegeben zu haben; allerdings läßt die "Verwaschenheit" der Eindrücke darauf schließen, daß die Eindrücke wahrscheinlich unmittelbar nach ihrer Erzeugung mit "Sickerwasser" vollgelaufen sind. Das setzt - wie bei den



Abb. 85:
 Verschiedene Überlieferungs-
 varianten von *Limnopis* sp.:
 A) *Nie-Lim-1*; B) *IMS-F3-c-1*,
 beide ca. x 2,5. p=fußein-
 druck, m= Handeindruck, I
 erster, V fünfter Zeh (von
 innen nach außen gezählt).

Abb. 86:

Verschiedene Überlieferungsvarianten von Limnopus sp.: A) LET 7, ca. x 2,8; B) Lech 474, ca. x 2,5; C) LET 78, ca. x 2,5. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).

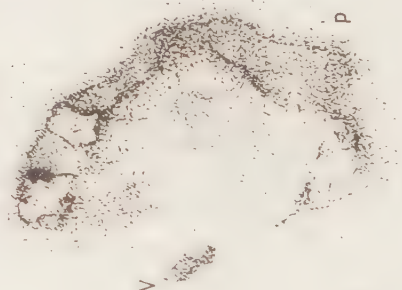
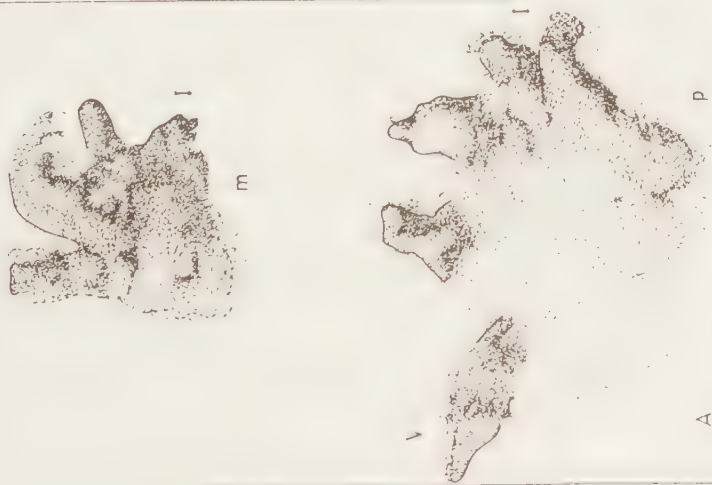


Abb. 87:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Limnopus
 sp.: A) Kap-Lim-1, ca. x 2,65; B) Nied-Lim-1, ca.
 x 2,8.



Rezentversuchen - ein stark durchfeuchtetes, sandig-siltiges Sediment voraus. Im Gegensatz dazu dürfte es sich im Falle der Abbildung 86 A zwar um ein weiches, aber rein toniges Substrat gehandelt haben, denn in den Rezentversuchen wurde nur bei einer dickeren, weichen Tonlage das Phänomen der Trennung von Sohle und Zehen beobachtet.

Nach den scheinbaren Rumpflängen lassen sich die Fährtenenerzeuger zwei Größenordnungsbereichen zuordnen:

1. scheinbare Rumpflänge zwischen 66 und 80 mm
2. scheinbare Rumpflänge zwischen 57 und 65 mm

In dem Größenordnungsbereich 1 schwanken die Pacelängen der Hinterextremitäten zwischen 73 und 77,5 mm, im Bereich 2 zwischen 58,25 und 66,16 mm. In beiden Bereichen können aus annähernd gleich großen Pacelängen unterschiedlich große Stridelängen resultieren. So entspricht beispielsweise im Bereich 1 einem Pace von 74,25 mm ein Stride von 115,5 mm, während aus einem Pace von 76,33 mm nur ein Stride von 79,75 mm erzielt wird. Im ersteren Falle liegt das Verhältnis Stride/scheinbare Rumpflänge bei 1,49, im letzteren bei 1,02. Dies deutet darauf hin, daß eine lokomotorische Leistungssteigerung mit Hilfe intensiverer lateraler Körperundulationen erreicht werden kann.

Die Pacelängen der Vorderextremitäten sind kleiner als die der Hinterextremitäten, sie liegen im Bereich 1 zwischen 65 und 71 mm, im Bereich 2 zwischen 53,75 und 60 mm.

Die Hand-Fußabstände sind erheblichen Schwankungen unterworfen. Beispielsweise kann der Hand-Fuß-Abstand bei nur wenig unterschiedlichen Rumpflängen in einem Falle um 19 mm, im anderen um 30 mm betragen. Auch dies dürfte eine Folge unterschiedlich starker lateraler Körperundulationen sein. Die Gangbreiten der Hinterextremitäten zeigen im Bereich 1 mit 44 bis etwas mehr als 60 mm eine bemerkenswerte Spannbreite; im Bereich 2 schwanken sie zwischen 42,75 und 49,66 mm. Die Gangbreiten der Vorderextremitäten liegen im Bereich 1 zwischen 37,66 mm und 55,75 mm; im Bereich 2 zwischen 32,25 und 41,75 mm.

Die Schrittwinkel der Hinterextremitäten liegen generell zwischen 60 und 102 Grad, die der Vorderextremitäten zwischen 77 und 111 Grad. Das Verhältnis Stride/scheinbare Rumpflänge bewegt sich - wie oben bereits angedeutet - zwischen 1,02 und 1,49.

Belastungsverhältnisse (Abb. 79-2):

Quer zur Fußlängsachse herrscht wie bei Anthichnium salamandroides ein Belastungsgefälle von innen nach außen, also Innendruck vor. Dementsprechend kann auch für Limnopus ein Fußbau mit diskreten proximalen Tarsus-Elementen Tibiale, Intermedium und Fibulare vorausgesetzt werden. Längsschnitte durch die Fuß eindrücke liefern je nach Sedimentbeschaffenheit unterschiedliche Profile (Abb. 79-2). Bei einem sehr weichen Untergrund (Kurve IV) nimmt die Eindrucktiefe von proximal nach distal stark und relativ beständig zu. Nur kurz vor dem mit MT bezeichneten Ende des Metatarsalbereiches zeichnet sich eine Druckentlastung in Form eines sprunghaften Anstieges der Eindrucktiefe ab. Nach den aus den Rezentversuchen gewonnenen Erkenntnissen läßt die Kurve I auf einen weniger weichen Untergrund schließen. Die größte Eindrucktiefe und damit die stärkste Belastung ist im proximalen Tarsusbereich zu erkennen. Zum Ende des Metatarsus-Abschnittes steigt die Eindrucktiefe beständig an, um danach wieder deutlich zuzunehmen. Im proximalen Zehenabschnitt erreicht die Eindrucktiefe und mit ihr der Belastungsdruck noch einmal den Wert Null, um von hier aus zur Zehenspitze hin rapide zuzunehmen. Die Kurven II und III repräsentieren gegenüber I zunehmend weichen Untergrund. In beiden Fällen ist eine Druckentlastung zum Ende des Metatarsalbereiches hin zu erkennen, allerdings nehmen danach die Eindrucktiefen erst wieder an der Zehenspitze zu. Im Falle der Kurve III ist der Tarsus unverhältnismäßig stärker belastet als die proximalen und distalen Zehenabschnitte.

Zusammenfassend läßt sich etwa sagen: Große Belastungen treten im Tarsusbereich auf. Die proximalen und distalen Zehenabschnitte können gegenüber dem Tarsus zunehmend stärker, etwa gleich stark oder schwächer belastet sein. In allen Fällen macht sich jedoch zum Ende des Metatarsalabschnittes hin eine deutliche Druckentlastung bemerkbar. Diese Druckentlastung könnte entsprechend ihrer Position auf stärkere Bewegungen zwischen Tarsalia und Metatarsalia oder zwischen Metatarsalia und Phalanges hinweisen. In jedem Falle bedeutet dies aber, daß die funktionelle Fußgelenkung sich in primitiver Position befindet, also kein cruro-tarsaler Fußbau vorliegt.

Aus den Belastungsverhältnissen läßt sich somit für Limnopus ein (hypothetischer) primitiver Fußbau mit diskreten Elementen Tibiale, Intermedium und Fibulare sowie einer Fußgelenkung in primitiver Position rekonstruieren.

Die Vorderextremitäten sind vielfach gleichmäßiger und vor allem stärker belastet als die Hinterextremitäten. Das läßt sich in etwa daraus ableiten, daß verschiedentlich im Verlauf einer Fährte nur die Handeindrücke mehr oder weniger deutlich zu erkennen sind, während die Fußeindrücke entweder fehlen oder weitgehend undefinierbar sind. Für die Morphologie der Handeindrücke bedeutet die gleichmäßigere Belastung eine vollständigere Überlieferung. Gelegentlich ist jedoch eine ungewöhnlich starke Belastung der postaxialen Handabschnitte zu beobachten, was sich unmittelbar darin äußert, daß der IV. Zeh und der proximal von ihm gelegene Sohlenabschnitt sehr tief eingedrückt ist, während die übrigen Zehen und die mehr median gelegenen Sohlenabschnitte nur unter sehr flachem Lichteinfall zu erkennen sind. Tritt eine derartige Belastung der Vorderextremitäten auf, liegen die Handeindrücke auch meist etwas näher an der Mittellinie als die Fußeindrücke, und zwar gerade so viel näher, daß die Zonen stärkster Belastung sowohl von Hand- (außen) als auch Fußendruck (innen) in etwa auf einer Linie liegen. Das kommt den bei Anthichnium salaman-droides beobachteten Verhältnissen sehr nahe. Wie schon dort (S. 212) zu erklären versucht wurde, ist darin vielleicht eine Bemühung zu einer Stabilisierung des Körpers auf schlüpfrigem Untergrund zu erkennen.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitäts-
beurteilung (Abb. 81 B):

Nach den Berechnungen der Extremitätenlängen und den Rekonstruktionen der scheinbaren Rumpflängen aus den Fährten, handelt es sich bei den Fährtenenerzeugern möglicherweise um Tiere mit relativ kurzem Rumpf im Verhältnis zu den Extremitätenlängen. Der coupling value wird bei der Hälfte des Materials hypothetisch zwischen 0,60 und 0,70, bei der anderen Hälfte zwischen 0,70 und 0,74 angenommen. Die Hinterextremitäten sind länger als die Vorderextremitäten, wobei die Femurlängen zwischen 13,8 und 18 mm, und die Humeruslängen zwischen 12 und 16 mm liegen können. Die Unterschenkel- bzw. Unterarmhlängen lassen sich nur in wenigen Fällen ermitteln und liegen zwischen 10,5 und 12,2 mm für den Unterschenkel sowie zwischen 14,5 und 15,5 mm für den Unterarm. Damit ist der Unterarm etwas länger als der Unterschenkel, in Einzelfällen auch länger als der Humerus.

Mit den Daten der Fährte Let 314-2 wurde der Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen mit folgenden Maßen unternommen:

scheinbare Rumpflänge:	= 66,75 mm	coupling value = 0,67
Femurlänge:	= 16,09 mm	Unter-/Oberschenkel = 0,65
Tib./Fibula-Länge:	= 10,48 mm	Unter-/Oberarm = 1,01
Fußlänge:	= 26,00 mm	Humerus/scheinb. Rumpflänge =
Humeruslänge:	= 14,30 mm	0,21
Rad./Ulna-Länge:	= 14,46 mm	
Handlänge:	= 18,00 mm	

Daraus resultiert ein relativ hochbeiniges Tier, das Acetabulum könnte sich während bestimmter Lokomotionsphasen in einer Höhe von ca. 10,1 mm und das Glenoid in einer Höhe von ca. 8,99 mm befunden haben. Damit wäre eine geringe Neigung nach cranial während der Lokomotion gegeben, was zusammen mit einem vielleicht schweren Schädel zu der teilweise beobachteten sehr viel stärkeren Belastung der Vorder- als der Hinterextremitäten geführt haben kann.

Die hypothetische Rekonstruktion der Abbildung 81 B zeigt ein vergleichsweise plumpes Tier, die Becken- und Schultergürtelbreite würde etwa 25 mm betragen, also ungefähr einer Fußlänge entsprechen. Ein Tier mit den dargestellten Körperproportionen könnte die Fährte LET 314-2 ohne oder mit geringen lateralen Körperundulationen

erzeugt haben. Leider sind bisher keine Schwanzschleifspuren überliefert, die einen objektiven Hinweis auf die Intensität der lateralen Körperundulationen während der Fortbewegung liefern könnten.

Das relativ große (hypothetisch angenommene) Verhältnis von Unter-/Oberarm von 0,99 bzw. 1,01 und die geringe scheinbare Rumpflänge lassen auf vergleichsweise aktive Tiere im Sinne OLSONs (1976) schließen. Bezieht man jedoch das entsprechende Verhältnis bei den Hinterextremitäten (ca. 0,65) in die Aktivitätsbeurteilung mit ein, so ist eine ausgesprochene Diskrepanz in den Proportionen zwischen Hinter- und Vorderextremitäten zu verzeichnen. Diese Diskrepanz dürfte nach den Erkenntnissen aus den Rezentversuchen das lokomotorische Leistungsvermögen dieser Tiere nachhaltig negativ beeinflusst haben. Hinzu kommt, daß die fährtenerzeugenden Tiere möglicherweise durch einen schweren Schädel ausgezeichnet waren, wodurch der Schwerpunkt weit nach vorne verlagert wurde. Diese cranialwärtige Schwerpunktverlagerung erschwert die Lokomotion und setzt einen besonderen, von PARRINGTON (1967) geschilderten Lokomotionsmodus voraus.

Ein Vergleich der vermuteten Aktivität von Limnopus-Fährtenzeugern mit der von Anthichnium- und Amphisauropus-Erzeugern fällt zugunsten der beiden letztgenannten aus.

Insgesamt kann man davon ausgehen, daß Limnopus-Fährten von einem zwar hochbeinigen, aber dennoch recht plumpen Amphibium erzeugt wurden, das sich "behäbig" fortbewegte.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Die Belastungsverhältnisse der Hinterextremitäten lassen auf einen primitiven, amphibischen Fußbau schließen. Die Vierzehigkeit der Handeindrücke, die vergleichsweise starke Belastung der Vorderextremitäten und der relativ kleine coupling value deuten auf ein kurz-rumpfiges, hochbeiniges Amphibium mit einem relativ schweren und großen Schädel als Fährtenerezeuger hin. Die gelegentlich zu beobachtende unregelmäßige Fährtenanordnung wie auch eine Aktivitätsbeurteilung anhand der hypothetischen Extremitätenproportionen liefern gewisse Hinweise auf eine behäbige, oft zögernde Fortbewegungsweise. HAUBOLD (1974, S. 24) reiht die Erzeuger von Limnopus-Fährten in die Temnospondylen-Überfamilien "Edopsoidea" ein. Und BAIRD (1952, S. 836) erkennt in dem Fehlen einer Schwanzschleifspur bei den Limnopus-Fährten einen weiteren Beweis für ein relativ kurzschwanziges, hochbeiniges Amphibium von Rhachitomen-Typus.

Räumt man nun aufgrund der oben genannten Merkmale die amphibische, speziell aber die Rhachitomen-Natur der Limnopus-Fährten ein, besteht immerhin eine gewisse Möglichkeit, daß die Fährtenerezeuger innerhalb der bisher osteologisch belegten Tetrapoden-Fauna des Saar-Nahe-Gebietes zu finden sind. Die osteologisch belegte Tetrapodenfauna des saar-pfälzischen Rotliegenden setzt sich zu einem ganz Überwiegenden Teil aus Amphibien zusammen. Nach BOY (1976, S. 47) kann man drei Gruppen unterscheiden: die kleinwüchsigen, salamanderartigen Branchiosaurier (Branchiosaurus, Micromelerpeton), einige relativ großwüchsige Vertreter der Rhachitomi (Sclerocephalus, "Actinodon", Archegosaurus) und die äußerst spärlich belegten Lepospondylen (Paramicrobrachis, Microbrachis?). Meines Erachtens scheiden die Branchiosaurier wegen ihrer speziellen Extremitätenproportionen als Erzeuger von Limnopus-Fährten aus. Bei den Branchiosauriern scheint das Verhältnis von Unterschenkel/Oberschenkel im Durchschnitt 0,53 und von Unterarm/Oberarm 0,50 zu betragen. Aus den Limnopus-Fährten lassen sich aber hypothetische Werte herleiten, die für beide Extremitätenpaare bedeutend höher liegen (0,65-1,08 bzw. 0,92-1,01). Geht man davon aus, daß die Ermittlung dieser Daten zumindest in ihren Tendenzen richtig ist, so kamen eher kleine Sclerocephalus als Fährtenerezeuger in Frage. Es scheint, daß bei Sclerocephalus das Verhältnis Unterschenkel/Oberschenkel etwa zwischen 0,63 und 0,95 liegt, wobei

interessanterweise die höchsten Werte bei Sclerocephalus-Larven auftreten. Das Verhältnis von Unterarm/Oberarm scheint in einem ähnlichen Bereich zu liegen.

Eine grobe Abschätzung der hypothetischen Fährtenproportionen eines sehr kleinen (Femurlänge = ca. 5,5 mm) und eines kleinen (Femurlänge = 27 mm) Sclerocephalus ergibt folgenden Dimensionsbereich:

Stride:	31 - 162 mm
Pace:	22 - 108 mm
Schrittwinkel:	90 - 97 Grad.

Die hier behandelten Limnopus-Fährten liegen in folgendem Dimensionsbereich:

Stride:	72 - 104 mm
Pace:	58 - 77 mm
Schrittwinkel:	60 - 102 Grad

(Diese Angaben beziehen sich auf die Hinterextremitäten)

Man erkennt also klar, daß, wenn Sclerocephalen diese Fährten erzeugt haben, die Fährtenenerzeuger vornehmlich unter kleinwüchsigen Formen zu suchen sind.

Archegosaurus dürfte von seinem allgemeinen Habitus und seiner vermutlich ausgesprochen piscivoren Lebensweise her kaum als Fährtenenerzeuger in Frage kommen und über das postcraniale Skelett von "Actinodon" liegen nicht genügend Daten vor. Die Lepospondylen kommen wegen ihres vergleichsweise langen Rumpfes und kurzen Extremitäten ebenfalls als Fährtenenerzeuger nicht in Frage.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß eine Zuordnung der Limnopus-Fährten zu den Rhachitomi allgemein vertretbar erscheint. Eventuell müssen kleinwüchsige Vertreter von Sclerocephalus als mögliche Fährtenenerzeuger in die engere Wahl gezogen werden. Aus der Morphologie der Limnopus-Fährten sind, abgesehen von den Belastungsverhältnissen, keine weitergehenden Hinweise zu erhalten. Morphologische Bedenken gegen eine Zuordnung zu den Rhachitomi allgemein und zu Sclerocephalus insbesondere bestehen meines Erachtens nicht.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Abteilung 15 Länge vom Linnopis sp.	LET 14	LET 78	Lach 481	LET 314-2	LET 9	LET 289	LET 139	LET 34	LET 69	LET 7	LET 3
Material:											
Stride Fuß	104,00 77,50	79,75 76,33	113,50 74,25	97,87 73,20	76,25 73,00	92,00 66,16	91,50 64,00	76,83 63,00	79,00 62,00	72,75 61,50	77,50 58,25
Breite Hand	69,33	63,50	71,00	65,10	68,25	60,00	54,25	53,87	53,75	56,66	54,83
Bestand Hand Fuß	29,00	30,62	19,50	19,00	30,62	18,00	23,00	22,91	19,16	19,70	23,00
Handbreite	58,00	60,83	44,00	54,80	58,50	45,16	44,25	48,50	47,25	49,66	42,75
Handlänge	46,83	37,66	45,00	44,00	55,75	32,35	41,75	33,20	37,25	39,00	37,16
Handumfänge	79,50	77,50	(77,25)	66,75	71,00	65,00	63,50	64,00	57,00	57,00	62,50
Fuß	83,00	63,75	102,00	82,50	60,00	89,50	90,00	72,25	80,00	72,00	83,00
Schrittwinkel	95,00	105,50	(102,00)	93,00	77,00	111,00	87,50	103,00	97,50	86,75	94,50
H III zur Fuß	--	-131 -46 +9 -34	--	-71 -27 +14 +15; +27	-12 ±0 +10	--	--	--	--	--	--
Mittellinie Hand	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Länge	--	24,00	(25,00)	(25,00)	(30,50)	--	--	--	--	--	--
Breite	--	23,00	20,00	18,00	20,00	--	--	--	--	12,00	--
Länge	--	22,50	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Hand	--	17,50	--	--	--	--	--	--	--	15,50	--
Dreie	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Zeh I	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Zeh II	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Zeh III	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Zeh IV	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Zeh V	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Hand Zeh	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	3,0
I	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	3,5
II	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	2,0
III	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	4,5
IV	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
V	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Stride, Fußlänge	--	3,221	(3,0011)	(3,7611)	(2,5011)	--	--	--	--	--	--
Stride, Pumpflänge	1,3011	1,0211	(1,4911)	1,4611	1,0711	1,4111	1,4411	1,2011	1,3811	1,2711	1,2411

- 3.3.3. Amphisauropus imminutus HAUBOLD 1970; (Abb. 80, 81 C; 88-96; Tab. 16)
- 1895 Saurichnites comaeformis. - FRITSCH, Über neue Wirbeltiere aus der Permformation Böhmens nebst einer Übersicht der aus derselben bekannt gewordenen Arten: S. 6.
- 1899 Saurichnites salamandroides, S. comaeformis, S. incurvatus. - FRITSCH, Die Fauna der Gaskohle und Kalksteine der Permformation Böhmens: S. 94, 97; Fig. 394 (3, 4, 9, 10).
- 1905 a Ichnium pachydactylum, minus, albendorfense. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten aus dem Rotliegenden Deutschlands: S. 7, Taf. 4.
Ichnium pachydactylum, minus, rossitzense. - PABST, S. 8.
- 1908 I. pachydactylum, minus albendorfense und rossitzense; part. I. rhopalodactylum, kainanum (= Saurichnites salamandroides FRITSCH 1901); I. rhopalodactylum, rossitzense. - PABST, Die Tierfährten in dem Rotliegenden Deutschlands: S. 134, Taf. 26 (2), S. 147, 113, Taf. 35 (1, 2). Non Taf. 32.
- 1935 Saurichnites salamandroides. - ABEL, Vorzeitliche Lebensspuren: S. 100, Fig. 78.
- 1955 I. pachydactylum, minus, albendorfense. - CZYZEWSKA, Reptile Trackways from the Permian of Wambierzyce in Lower Silesia (Poland): S. 155, Taf. 4.
- 1961 -- DZIEDIC, Taf. 3 (2)
- 1970 Amphisauropus imminutus n.sp. - HAUBOLD, Versuch einer Revision der Amphibiönfährten des Karbon und Perm: S. 103, Bild 7D, 20, Maße: Tab. 6.
- 1971 a A. imminutus. - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum Fossilium: S. 20, Abb. 14 (5-7).
- 1971 b A. imminutus. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Permiales (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes: S. 23, Abb. 2 (1), 15.
- 1973 A. imminutus. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas: S. 11, Bilder 17 bis 21; Tab. 1, Sp. 8.
- 1974 A. imminutus. - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfährten: S. 75, 78, 79, 84, 153; Abb. 46 (1), 47 (1), 52 (oben).
- 1976 A. imminutus. - FICHTER, Tetrapodenfährten aus dem Unterrotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan: S. 93, 96, 99; Abb. 3; Tab. 1, Spalte 4; Tab. 2, Spalte 1.

Holotypus: GN/JF 20

Paratypus: GN/JF 52

Locustypicus: Thüringer Wald: Kühles Tal bei Friedrichroda

Stratum typicum: Autun - Oberhöfer Schichten.

Material: NIE-F 4, LET 171, IMS-F3d-4, LET 19, K 12, LET 322-2, LET 265, JEC-F4-101, K 15, LET 106, LET 134/2, JEC-F4-100, LET 209, LH 676, KAP 1, K 15, JEC-F1-1, LSCH 666, MON-Ai-1 K 14, IMS-F3d-100, JEC-F4-1, KAP 5

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet und Rheinhessen, Jeckenbach Schichten (Unt. Lebach Gruppe) bis Rötelschiefer (Nahe Gruppe).

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 88-91; Tab. 16):

Quadrupede Fährte mit mehr oder weniger deutlicher primär alternierender Anordnung der Einzelfährten. Die Handeindrücke liegen wechselnd dicht vor den Fußeindrücken, was auf ein short coupled Tier mit verschiedener Gangart hinweist. Die Gangbreite der Hinterextremitäten ist stets deutlich höher als die der Vorderextremitäten, daraus ergeben sich auch erhebliche Differenzen bei den Schrittwinkeln, die bei den Hinterextremitäten zwischen 56,5 und 90 Grad, bei den Vorderextremitäten zwischen 82 und 106 Grad schwanken können. Typisch für die Art sind jedoch Schrittwinkel um 71-82 Grad für die Füße und um 81-97 Grad für die Hände. Das Verhältnis Stride:Rumpflänge liegt in der Regel unter 1,4:1, die aus den Fährten ermittelten Rumpflängen reichen von 47 bis 74 mm. Eine Schwanzschleifspur kann vorhanden sein, fehlt jedoch meistens.

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 92-95):

Die plantigraden bis semiplantigraden Fußeindrücke weisen fünf Zehen auf, von denen jedoch infolge der hohen Innenbelastung des Fußes meist nur die inneren drei Zehen genügend vollständig abgebildet sind. Die Zehenlängen nehmen von I nach IV recht gleichmäßig zu, während der etwas zurückliegende V. Zeh ungefähr so lang wie Zeh II sein dürfte. Wie bei den meisten Fährten, kann auch hier die Spreizung der Zehen unterschiedlich sein, sie beträgt für die Winkel I/IV bei dem abgebildeten Material 44 bis 61 Grad und für I/V zwischen 75 und 83 Grad. Das Längen-Breiten-Verhältnis ist hier nicht in dem Maße von dem Grad der Zehenspreizung abhängig, da der Fuß primär breit gebaut erscheint, soweit meßbar, übertrifft die Fußbreite stets die Länge. Die proximo-mediane Begrenzung der Fußeindrücke ist meist deutlicher als die proximale Begrenzung, was auf eine schwache Belastung des proximalen Tarsusabschnittes (?infolge geringer Ossifikation) hindeutet. Bei vollständigen Eindrücken dürften die Fußsohlen breit rechteckige bis subquadratische Form zeigen. Kräftige Sohlenpolster scheinen weitgehend zu fehlen, lediglich proximal von Zeh I



Abb. 88:
Amphisauropus imminutus-Fährte mit angedeute-
 ter Schwanzschleifspur, LET 19, ca. $\times 0,85$



Abb. 89:

Amphisauropus imminutus-Fährte, LET 171, ca. x 0,85.



Abb. 90:
Amphisauropus imminutus-Fährte, Nie-F 4, ca.
x 0,9.



zeichnen sich gelegentlich polsterartige Strukturen ab (Abb. 92 A). Die Zehen enden rund, spitz zulaufende Zehen sind auf Rutsch- und Gleitvorgänge zurückzuführen. Die Fußlängen können zwischen 19 und 27 mm liegen.

Morphologie der Handeindrücke:

Die kleineren Handeindrücke zeigen plantigrade Haltung an mit etwas unterschiedlicher Belastung. Es kann der mediane Handabschnitt gegenüber dem lateralen stärker betont sein oder umgekehrt, der zentrale Handabschnitt dagegen ist gleichmäßig belastet. Es sind fünf Zehen vorhanden, von denen der erste weit median gelegen ist und nur in Ausnahmefällen im Abdruck sichtbar wird (Abb. 93 A, B, D; 94 A, B). Von einem funktions-morphologischen Standpunkt aus betrachtet, ist dieser I. Zeh eher einem Präpollex gleichzustellen denn einem funktionierenden Zeh, was noch dadurch betont wird, daß er etwa nur halb so lang ist wie der folgende Zeh II. Die Längenzunahme der Zehen II bis IV erfolgt recht stetig, während der zurückliegende V. Zeh ungefähr so lang wie II ist. Je nach Belastung kann dieser zurückliegende und nach außen abgespreizte Zeh V im Eindruck fehlen, so daß letzten Endes eine tridactyle Hand vorgetäuscht wird. Die Spreizung der Handzehen variiert stark, bei dem abgebildeten Material treten Zehenwinkel I/IV zwischen 66 und 110 Grad und I/V zwischen 70 und 140 Grad auf. Abhängig von der Zehenspreizung und von der Vollständigkeit des Sohleneindrucks erscheint der Handeindruck deutlich breiter als lang oder in etwa so breit wie lang. Im Gegensatz zu den Fußsohlen sind die Handsohlen deutlicher begrenzt, jedoch wie diese von breit rechteckiger bis subquadratischer Gestalt. Auch scheinen die Handsohlen stärker "gepolstert" gewesen zu sein, wie verschiedentlich auftretende wulstartige Strukturen (Abb. 92 B) beweisen. Die Zehen enden rund und stumpf. Die Handlängen können 15 bis 16 mm betragen.

Variationsbreite: Das morphologische Erscheinungsbild der Fußindrücke wird im wesentlichen durch die Art der Fußbelastung geprägt. Bei extrem hohem Innendruck wird nur Zeh I vollständig und der proximo-median gelegene Sohlenbereich abgebildet, die Zehen II-IV dagegen erscheinen lediglich mit ihren distalsten oder distalsten Abschnitten im Eindruck, während Zeh V gänzlich fehlt (vgl. Abb. 92 A, B). Eine zunehmende Verlagerung des Belastungsdruckes von median nach lateral führt zu einer stärkeren Beteiligung des zentralen und lateralen Sohlenbereiches sowie der Zehen II-IV am

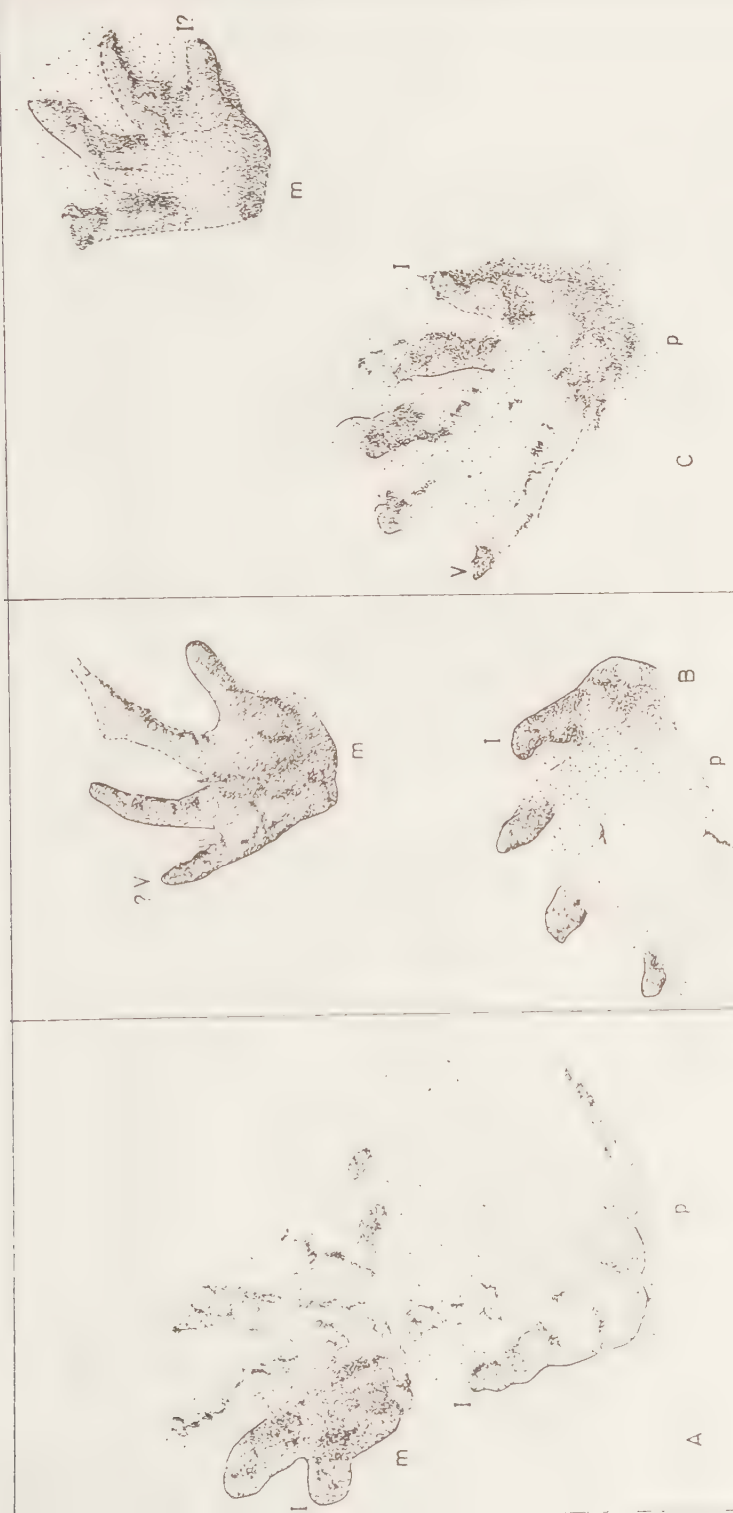


Abb. 92:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von *Amphisauropus imminutus*: A) und B) LET 171, ca. x 2,6; C) LET 19, ca. x 2,5. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).



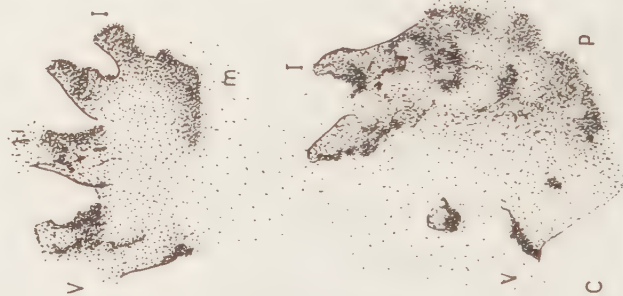
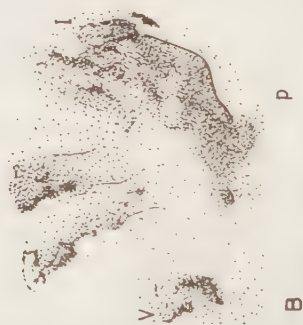
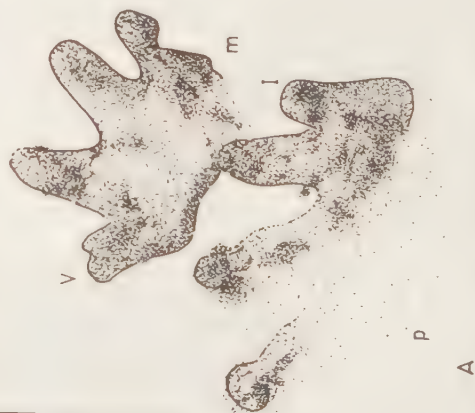
Abb. 93:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von *Amphibiosaurus imminutus*: A) JEC-F4-1, ca. x 2,6; B) und C) JEC-F1-1, B ca. x 2,5; D ca. x 2,4; D) LSCH 666, ca. x 2,8.
 p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen zählt).



Abb. 94:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Amphisauropus limnizatus: A) IMS-F3d-100, ca. x 2,6; B) LET 106, ca. x 2,8; C) KAP 1, ca. x 2,8. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).

Abb. 95:

Verschiedene Überlieferungsvarianten von *Amphisauropus imminutus*:
 A) MON-A1-1, ca. x 2,6; B) Nie-F 4, ca. x 2,5; C) Nie-F 4, ca. x 2,6.
 pFußeindruck, m-Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).



Eindruck (vgl. Abb. 93 B; 94 C; 95 B). Eine zunehmende Parallelstellung der Zehen I und II einerseits und III und IV andererseits (vgl. Abb. 93 B; 94 B; 95 B) kann als eine Reaktion auf nasses oder allgemein stark nachgebendes Sediment gewertet werden, was aber nicht zwangsweise zur Überlieferung tiefer Eindrücke führen muß, da je nach dem Grad der Durchnässung und/oder der lithologischen Sedimentbeschaffenheit die Eindrücke sich wieder allmählich verflochten können. Klumpige Zehenenden sind auch nur ein Ergebnis hoher Sedimentverdrängung und nicht etwa ein getreues Abbild der Zehen (Abb. 93 B). In Furchen auslaufende Zehen oder spitze Zehenenden (Abb. 93 A) deuten auf schwierigen Untergrund hin und nicht auf das Vorhandensein von Krallen oder Klauen.

Von erheblicher Bedeutung für die morphologische Interpretation kann die Orientierung der Fußindrücke zur Fortbewegungsrichtung sein. Die Fußindrücke können so stark aus der Fortbewegungsrichtung nach außen gedreht sein, daß Zeh IV quer zu liegen scheint, wie bei Abbildung 92 B und insbesondere bei unvollständiger Erhaltung als Zeh V gedeutet werden könnte. Die Form der Fußsohle hängt von dem Ausmaß ihrer Belastung ab, sie kann mehr oder weniger dreieckig wirken (Abb. 94 B), subquadratisch (Abb. 92 C) oder breit rechteckig (Abb. 93 B; 94 C; 95 C). Tatsächlich dürfte der Fuß einen breiten, gedrunenen Tarsus besessen haben.

Die Hand ist in ihrem zentralen Abschnitt gleichmäßig belastet, so daß die mittleren drei Zehen stets im Eindruck erscheinen; sehr häufig kann ein tridactyler Handbau vorgetauscht sein, wenn die beiden äußeren Zehen vollständig fehlen - bei Abbildung 93 B sind diese Verhältnisse schwach angedeutet. Beinahe die Regel ist jedoch ein vierzehiger Eindruck, der deutlich und klar begrenzt sein kann, ohne auch nur im geringsten Anzeichen eines vorhandenen inneren Zehes erkennen zu lassen. Nur in ganz wenigen hier abgebildeten Fällen ist der erste Zeh (oder Präpollex) mit einiger Sicherheit zu erkennen (Abb. 93 A, B, D; 94 A, B). Das Erscheinungsbild des Handeindrucks wird ganz erheblich von dem Grad der Abspreizung des V. Zehes geprägt. Ein stark abgespreizter V. Zeh (Abb. 93 B) läßt den Handeindruck insgesamt breiter erscheinen und zeigt auch deutlicher, wie stark Zeh V gegenüber den Zehen I - IV zurückversetzt ist, ein an Zeh IV angelegter V. Zeh (Abb. 94 B; 95 C) läßt den Zehenzwischenraum nicht

erkennen und scheint auf der Achse der übrigen Zehen zu liegen. Vielfach werden die Zehen nicht in ihren wahren Längenverhältnissen abgebildet, was oft zur Folge hat, daß Zeh III als längster Zeh erkannt wird, tatsächlich ist aber Zeh IV am längsten. Die proximale Begrenzung der meist subquadratisch bis rechteckig wirkenden Handsohle kann mehr oder weniger U-förmig oder gerade sein mit einer Zone geringer Belastung proximal der Zehen III und IV. Je nach Art und Umfang dieser Unterbelastung kann der proximale Sohlenbereich in einen medianen und lateralen Abschnitt gegliedert werden (wie in Abb. 93 C angedeutet) oder aber der laterale Abschnitt wird stärker betont (Abb. 94 B), so daß nahezu eine Ferse vorgetäuscht werden kann.

Im Falle der Fährtenproportionen ist eine gewisse Variationsbreite der Pace-Längen bei vergleichbaren Rumpflängen (vgl. Tab. 16) bemerkenswert. Sehr auffallend ist aber, daß aus den relativ großen Pace-Strecken stets kleinere Stride-Längen als etwa bei Anthichnium resultieren. Dies mag zum Teil mit schwierigen Untergrundverhältnissen erklärbar sein, kann aber auch auf schwächere laterale Körperundulationen zurückzuführen sein. In ganz extremen Fällen kann der Pace sogar den Stride an Länge übertreffen, wie das bei der Fährte LET 171 der Fall ist. Die Gangbreiten der Hinter- und Vorderextremitäten und damit die Schrittwinkel zeigen erhebliche Schwankungen, bei den Hinterextremitäten liegen die Schrittwinkel zwischen 56,5 und 90 Grad, bei den Vorderextremitäten zwischen 81 und 106 Grad, durchschnittlich sind die Schrittwinkel kleiner als bei Anthichnium infolge der relativ breiteren Fährtenanordnung. Die Rumpflängen liegen in einem ähnlichen Dimensionsbereich wie bei Anthichnium mit der Einschränkung, daß hier die kleinste Rumpflänge etwa bei 47 mm, bei Anthichnium dagegen bei 32 mm liegt, die Obergrenze ist mit etwa 74 mm identisch. Das Verhältnis Stride:Rumpflänge überschreitet nur in Ausnahmefällen den Wert 1,4, durchschnittlich rangiert es zwischen 1,1 und 1,4, liegt also deutlich niedriger als bei Anthichnium (!). Dies kann aber nicht dahingehend interpretiert werden, daß der Fährtenzeuger von Anthichnium behendere und schnellere Fortbewegung zeigt als der von Amphisauropus. Dies kann so sein, muß es aber nicht. Denn wie die Rezentversuche zeigten, erreichten die Laceratier zum Teil wesentlich geringere Stride:Rumpflängen-Verhält-

nisse als die Caudata, wobei die absoluten Fortbewegungsgeschwindigkeiten der Caudata allenfalls ein Bruchteil der Fortbewegungsgeschwindigkeit der Lacertilier betragen. Die Fuß eindrücke deuten mit ihren häufig nach außen orientierten Achsen eine Tendenz zur Auswärtsdrehung des Fußes und möglicherweise auch des gesamten Unterschenkels während der propulsiven Lokomotionsphase an; daneben können die Füße aber auch gerade nach vorne oder leicht nach innen ausgerichtet sein, so daß hier eine gewisse Beweglichkeit der distalen Extremitätenabschnitte zum Ausdruck kommt. Die Handeindrücke weisen meist nach innen (vgl. Abb. 88-91).

Belastungsverhältnisse (Abb. 96-1):

Die Belastungsverhältnisse unterscheiden sich weder in antero-proximaler noch in medio-lateraler Richtung wesentlich von dem bei Anthichnium registrierten Befund. Hier wie dort ist im Längsschnitt (vgl. Beispiele in Abb. 96-1 A) eine auffallende Reliefverflachung, etwa im Metatarsalen Fußbereich, zu verzeichnen, was auf einen intratarsalen Bewegungsplan, etwa zwischen Metatarsalia und Tarsalia gelegen, hindeuten kann. Der Tarsal-Metatarsalbereich scheint hier etwas kürzer zu sein als bei Anthichnium, was aber in den wenigsten Fällen exakt zu beurteilen ist. Nach distal kann die Eindrucktiefe und damit der Belastungsdruck mehr oder weniger kontinuierlich zunehmen oder sich verringern, um an den Zehenspitzen erneut zuzunehmen.

In den Querschnitten (Abb. 96-1 B) wird wie bei Anthichnium der hohe Innendruck deutlich, der den Fuß in eine Pronationsstellung zwingt und auf eine einseitige Druckübertragung auf die tibiale Seite zurückzuführen sein dürfte. Die Eindrucktiefen der IV. und V. Zehen sind meist gering, so daß eigentlich in keiner Phase der Lokomotion eine Druckübertragung vom präaxialen auf den postaxialen Fußbereich anzunehmen ist. Für den gesamten Hinterextremitätenbau würde das letzten Endes bedeuten, daß Tibia und Fibula als eine funktionelle Einheit arbeiten, der M. interosseus cruris also, der dies nach SCHAEFFER (1941) bewirken soll, eine straffe Verbindung zwischen Tibia und Fibula herstellt und Astragalus und Calcaneus, die eine gleichmäßigere Druckübertragung garantieren würden, noch nicht vorhanden sind. Andererseits scheint eine gewisse Beweglichkeit zwischen Tarsus und Unterschenkel einerseits

Abb. 96-1: Eindrücktiefen der Hinterextre-
mitäten von Amphisauropus laminitus: A)
Längsschnitte, B) Querschn.; px=proximal,
d=distal, MT=Ende des Metatarsalabschnittes;
die römischen Ziffern bei B zeigen die Po-
sition der Zehen an; a-e = Querschn. von
proximal nach distal aufeinanderfolgend.

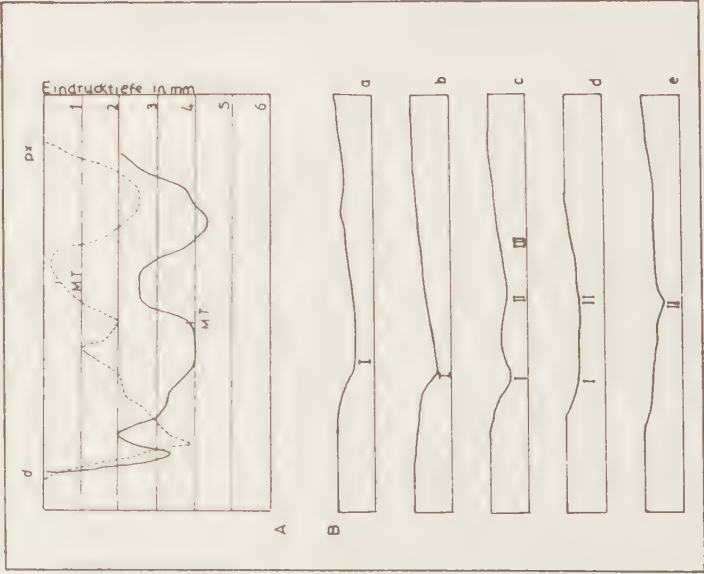


Abb. 96-2: Eindrücktiefen von Amphi-
sauropus latus



und zwischen Metatarsalia und Tarsalia andererseits zu bestehen, wobei dem Bewegungsplan zwischen den letztgenannten Elementen größere funktionelle Bedeutung zukommen mag.

Schwanzschleifspur (Abb. 80):

Nur wenige Amphisauropus imminutus - Fährten lassen in ihrem Verlauf Andeutungen von Schwanzschleifspuren erkennen. In Abbildung 80-IV ist eine Schwanzschleifspur im Querschnitt dargestellt. Aus dem rundlichen Querschnitt kann nicht ohne weiteres auf eine drehrunde Form des Schwanzes geschlossen werden, da auch kielförmige Schwänze solche Schleifspuren hinterlassen können. Eher kann die Seltenheit der Überlieferung überhaupt dahingehend interpretiert werden, daß der Schwanz drehrund und nicht allzu lang gewesen sein mag, denn ein langer, kielförmiger Schwanz würde weit häufiger Schleifspuren hinterlassen. Die Schleifspur kann, soweit dies bisher erkennbar ist, schwach sinusförmig gebogen sein.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 81 C):

Bei den Erzeugern von Amphisauropus imminutus-Fährten handelt es sich vermutlich um Tiere mit einem kurzen Rumpf im Verhältnis zu den Extremitäten, der coupling value reicht von 0,56 bis 0,74, bei den meisten Fährten liegt der coupling value jedoch zwischen 0,6 und 0,7, also in PEABODYs short coupling-Bereich. Für die einzelnen Extremitätenabschnitte wurden folgende Werte berechnet:

Femurlängen:	12,50 - 18,20 mm
Tib./Fib.-Längen:	12,10 - 21,00 mm
Humeruslängen:	10,40 - 16,50 mm
Rad./Ulna-Längen:	13,00 - 17,00 mm

Die scheinbaren Rumpflängen liegen zwischen 47 und 74 mm, die Fußlängen reichen vermutlich bis maximal 27 mm.

Über der Fährte LET 19 wurde eine Rekonstruktion der Körperproportionen mit folgenden Daten versucht:

scheinbare Rumpflänge:	68,00 mm	coupling value = 0,64
Femurlänge:	18,30 mm	Unter-/Oberschenkel = 1,01
Tib./Fib.-Länge:	18,50 mm	Unter-/Oberarm = 0,96
Fußlänge:	23,00 mm	Humerus/scheinb. Rumpflänge = 0,20

Humeruslänge:	13,90 mm
Rad./Ulna-Länge:	13,40 mm
Handlänge:	18,00 mm

Aus der Rekonstruktion der Abbildung 81 C resultiert eine Becken- bzw. Schultergürtelbreite von ca. 21 mm. Glenoid bzw. Acetabulum könnten sich während bestimmter Lokomotionsphasen in einer Höhe von ca. 8,7 bzw. 11,50 mm befunden haben, was eine leichte cranialwärtige Neigung der funktionellen Körperlängsachse bedeuten würde. Sehr interessant ist folgender Aspekt, der sich direkt aus dieser Rekonstruktion ergibt: Mit den errechneten Femurlängen lassen sich die teilweise hohen Gangbreiten nur unter der Annahme einer starken Auswärtsneigung der Unterschenkel erreichen. Damit wäre auch eine Möglichkeit gegeben, die starke Tendenz zur Auswärtsorientierung der Fußachsen zu erklären. Vermutlich kann der Unterschenkel nicht in dem Maße nach vorne gebracht werden wie etwa bei Anthichnium. Das hat zur Folge, daß aus den relativ großen Pace-längen keine entsprechend großen Stridelängen erzielt werden können.

Nach den hypothetischen Extremitätenproportionen zu urteilen, müssen die möglichen Fährtenenerzeuger als relativ aktive Tiere betrachtet werden (vgl. dazu Abb. 168 , S.). Die Hinterextremitäten weisen zum Teil auffallend lange Unterschenkel auf, was ein relativ weites Ausgreifen gestatten würde. Hier muß jedoch einschränkend vermerkt werden, daß der Unterschenkel möglicherweise nicht ganz nach vorne gebracht werden konnte, sondern immer etwas nach außen geneigt war, was zu Fährten mit hohen Gangbreiten und verhältnismäßig kurzen Stridelängen führen mußte. Damit wird auch verständlich, warum trotz des geringen coupling value selten primäres Übertreten der Handeindrücke durch die Füße vorkommt.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

HAUBOLD (1973, 1974, 1975) bringt das Ichnogenus Amphisauropus mit den osteologischen Taxa der Captorhinomorpha oder Diadectosauria in Verbindung. Für die Erzeuger von Amphisauropus imminutus-Fährten halte ich eine derartige Zuordnung für nicht sehr wahrscheinlich. Zum einen lassen die Belastungsverhältnisse der Hinterextremitäten eher auf einen Fußbau mit diskreten proximalen Tarsus-

Elementen schließen. (Aus einer teilweisen oder vollständigen Verschmelzung dieser proximalen Elemente muß eine weitaus gleichmäßigere Druckverteilung in medio-lateraler Richtung resultieren, als dies bei A. imminutus der Fall ist.) Zum anderen aber zeigen die meisten Vertreter der Captorhinomorpha wie auch Diadectes Extremitätenproportionen, die nicht mit den hypothetischen Extremitätenproportionen der möglichen A. imminutus-Erzeuger in Übereinstimmung zu bringen sind.

Meines Erachtens sind die Erzeuger der A. imminutus-Fährten eher unter kleinwüchsigen Batrachosauria zu vermuten. Zum Beispiel bewegen sich die Rumpflängen der Discosaurisciden - nach den Abbildungen bei SPINAR (1952) zu urteilen - in einer ähnlichen Größenordnung wie die aus den Fährten ermittelten scheinbaren Rumpflängen. Außerdem scheinen sich die Discosaurisciden durch ähnlich hohe Verhältnisse Unterarm/Oberarm (möglicherweise bis 0,96) auszuzeichnen, wie sie auch für die möglichen Fährtenenerzeuger gefordert werden. Leider ist weder der Tarsus noch der Carpus der Discosaurisciden überliefert, aber die Anordnung der Metatarsalia Metacarpalia in SPINARs (1952) Rekonstruktion von Discosauriscus pulcherrimus lassen einen relativ kurzen und breiten Tarsus bzw. Carpus vermuten. Hinzu kommt, daß die Vorderextremität fünfzehig ist mit relativ kurzem Zeh I. Morphologische Bedenken gegen die Discosaurisciden als Fährtenenerzeuger brauchen also nicht zu bestehen, wohl aber ökologische, da diese seymouriamorphen Amphibien als neotenisch betrachtet werden.

Abschließend läßt sich etwa sagen: A. imminutus-Fährten sind möglicherweise auf kleine, discosaurisciden-ähnliche, aber metamorphosierte Batrachosauria zurückzuführen.

Tabelle: 16		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Maße von: Amphieurogus luminatus		NIE-F 4	LET 171	IMS-F3d-4	LET 19	K 12	LET 322-2	LET 265	JEG-F4-101	K 15	LET 106
Material:											
Stride	in mm	105,00	72,87	97,00	82,66	87,00	93,00	83,66	90,00	100,37	85,50
Pace Fuß	in mm	78,66	76,60	76,00	75,40	74,50	74,00	70,12	70,00	69,70	69,16
Hand											
Abstand Hand-Fuß	in mm	72,00	57,40	71,00	57,16	69,25	62,00	68,00	59,00	64,10	60,50
Fuß	in mm	24,62	24,00	19,50	20,60	19,83	23,16	20,10	17,00	27,10	22,00
Gangbreite	in mm	57,33	67,30	58,00	58,85	55,75	56,75	56,00	53,00	47,00	53,00
Hand											
Rumpflänge	in mm	50,16	41,10	49,00	40,40	48,00	40,50	52,12	37,50	38,10	41,00
		74,50	59,33	70,00	68,33	67,50	68,00	65,00	61,50	73,00	63,00
Schrittwinkel	in Grad	82,50	56,50	79,00	66,33	80,00	77,50	72,33	82,00	90,00	77,50
Hand											
		91,50	82,87	91,00	85,20	91,50	96,00	83,00	97,00	106,00	93,00
Zeh III zur Fuß	in Grad	--	-32	--	-51-+27	--	--	--	--	--	--
Mittellinie		--	+27	--	(+20-+67)	--	--	--	--	--	--
Länge		19,00	(22,50)	--	(23,00)	(21,00)	--	--	--	--	21,50
Fuß Länge	in mm	23,00	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Breite		15,00	16,00	--	(18,00)	--	(15,00)	--	(16,00)	--	--
Hand	in mm	18,00	19,00	--	(18,00)	--	--	--	(25,00)	--	--
Breite		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Fuß Zeh I		--	7,50	--	--	--	--	--	--	--	--
II		--	9,00	--	--	--	--	--	--	--	--
III		--	12,00?	--	--	--	--	--	--	--	--
IV		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
V		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Hand Zeh		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
I		--	4,50	--	4,50	--	--	--	--	--	--
II		--	7,00	--	5,00	--	--	--	--	--	--
III		--	8,00	--	8,00	--	--	--	--	--	--
IV		--	6,00	--	6,00	--	--	--	--	--	--
V		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Stride: Fußlänge		5,52:1	(3,28:1)	--	3,29:1	(4,14:1)	--	--	--	--	3,97:1
Stride: Rumpflänge		1,40:1	1,24:1	1,38:1	1,20:1	1,28:1	1,36:1	1,28:1	1,46:1	1,37:1	1,35:1

Tabelle 16 Maße von: <i>Amphisbaenus</i> <i>luminatus</i>		11	12	13	14	15	16	17
Material:		LET 134/2	JEC F4-100	LET 209	LH 676	KAP-1	K 15	JEC F1-1
Stride	in mm	84,12	89,00	92,00	89,41	80,25	77,33	65,00
Fuß	in mm	68,70	66,75	65,50	63,57	61,00	58,85	55,37
Pace	Hand	61,90	80,50	56,75	60,25	56,33	55,66	45,87
Abstand Hand-Fuß	in mm	30,00	21,50	25,64	28,50	25,25	28,78	14,60
Gangbreite	Fuß	55,50	49,50	49,33	45,92	49,16	45,80	45,25
Gangbreite	Hand	42,00	43,50	42,50	38,50	39,66	39,00	31,75
Rumpflänge	in mm	74,50	(60,00)	(68,50)	72,00	63,75	68,16	47,16
Schrittwinkel	Fuß	74,12	82,00	77,00	89,41	74,50	78,75	71,00
Hand	in Grad	91,75	93,00	81,00	95,00	87,50	90,00	90,16
Zeh III zur Fuß	in Grad	--	--	--	--	--	--	--
Mittellinie	Hand	--	--	--	--	--	--	--
Länge	Fuß	(27,00)	--	23,00	--	(19,00)	--	--
Breite	in mm	--	--	--	--	--	--	--
Länge	Hand	--	--	--	--	(16,00)	--	--
Breite	in mm	--	--	--	--	(23,00)	--	--
Fuß Zeh I	in mm	--	--	--	--	--	--	--
II	in mm	--	--	--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	--	--	--	--
IV	in mm	--	--	--	--	--	--	--
V	in mm	--	--	--	--	--	--	--
Hand Zeh I	in mm	--	--	--	--	--	--	--
II	in mm	--	--	--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	--	--	--	--
IV	in mm	--	--	--	--	--	--	--
V	in mm	--	--	--	--	--	--	--
Stride: Rumpflänge	in mm	(3,461)	--	3,561	--	4,221	--	--
Stride: Rumpflänge	in mm	1,121	(1,381)	1,251	1,241	1,251	1,131	1,371

3.3.4. Amphisauropus latus HAUBOLD 1970 (Abb. 91 B; 96-2; 97-99;
Tab.17)

- 1899 Saurichnites intermedius. - FRITSCH, Die Fauna der Gaskohle und Kalksteine der Permformation Böhmens: S. 95, 96, Fig. 394 (2).
- 1900 Ichnium pachydactylum von Friedrichroda. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rothliegenden Deutschlands I: S. 59.
- 1905 a I. pachydactylum, friedrichrodanum. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten aus dem Rotliegenden Deutschlands II: S. 2, 13.
I. pachydactylum, albendorfense. - S. 3, Taf. 1, 2.
I. pachydactylum, lomnitzense. - S. 5.
- 1908 I. pachydactylum, friedrichrodanum. - PABST, Die Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands": S. 82, 121, Taf. 21, 22.
I. pachydactylum, albendorfense. - S. 99, Taf. 27 (1, 2).
- 1929 I. acrodactylum von Kalna. - ABEL, Eine Reptilfährte aus dem Oberen Perm (Gröden Sandstein) der Gegend von Bozen, Südtirol: S. 9-11.
- 1970 Amphisauropus latus n.sp. - HAUBOLD, Versuch einer Revision der Amphibienfährten des Karbon und Perm: S. 103, Bild 7 A-C, 18, 19, Maße: Tabelle 6.
- 1971 a A. latus. - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium: S. 20, Abb. 14 (8-10).
- 1971 b A. latus. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Permosiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes: S. 22, Abb. 1.
- 1973 A. latus. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas: S. 10, Bilder 14-16.
- 1974 A. latus. - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfährten: S. 29, 75, 78, 82, 96, 152, 153, Abb. 46 (2), 50.
- 1976 A. latus. - FICHTER, Tetrapodenfährten aus dem Unterrotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan: S. 91-93, Abb. 2, Tab. 1, Spalte 3.

Holotypus: SW/AF 2

Paratypus: GN 1990/91

Locus typicus: Thüringer Wald: Lubenbachgebiet

Stratum typicum: Autun - Goldlauterer Schichten

Material: LET 324-1, LET 324-2, K 12, SSN 1, LET 178, WIN 1b-2,
WND 1, SOB-GP, JEC F-1-4, K 10, K 11

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet und Rheinhessen, vermutlich ab Quirnbach Schichten (Kusel Gruppe) bis Rötelschiefer (Nahe Gruppe).

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 91 B; Tab. 17):

Quadrupede Fährten mit meist deutlich alternierender Anordnung der Einzelfährten. Die Handeindrücke liegen wechselnd dicht vor den Fußeindrücken, randlich primäres Übertreten der Handeindrücke durch die Füße ist möglich, kommt aber nicht häufig vor. Die Gangbreite der Hinterextremitäten ist durchschnittlich deutlich höher als die der Vorderextremitäten, was unmittelbar in den Schrittwinkeln zum Ausdruck kommt; bei den Hinterextremitäten rangieren die Schrittwinkel zwischen 81 und 93 Grad, bei den Vorderextremitäten zwischen 89 und 104 Grad. Das Verhältnis Stride:Rumpflänge kann zwischen 1,3 und 1,43 liegen. Die bisher ermittelten scheinbaren Rumpflängen reichen von 79 mm bis über 100 mm. Schwanzschleifspuren sind noch nicht registriert worden.

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 91 B; 97, 98):

Morphologisch bestehen - abgesehen von den unterschiedlichen Größenverhältnissen - kaum Unterschiede gegenüber A. imminutus. Die eher plantigrad als semiplantigrad zu nennenden Fußeindrücke zeigen bei vollständiger Überlieferung fünf Zehen, deren Längen von I nach IV recht gleichmäßig zunehmen. Der zurückliegende und nach außen abgespreizte Zeh V ist noch etwa so lang wie Zeh II. Die Spreizung der Zehen nimmt mit wachsender Größe der Fußeindrücke ebenfalls zu, die Zehenwinkel I/IV liegen bei dem abgebildeten Material zwischen 38 und 88 Grad, I/V dagegen zwischen 72 und 124 Grad. Der Fußbau ist primär deutlich breiter als lang. Aufgrund der einseitigen Belastung werden von den fünf Fußzehen meist nur die inneren drei mehr oder weniger vollständig abgebildet, während Zeh IV meist nur mit seinen distalsten Abschnitten im Eindruck erscheint, fehlt Zeh V bis auf einige Ausnahmefälle immer. Die Sohle ist bei vollständigen Eindrücken breit rechteckig, ihre proximo-mediane Begrenzung kann gut fixiert sein, proximal aber ist die Begrenzung "fließend" und die laterale Sohlenbegrenzung ist in den meisten Fällen kaum festzulegen. Über Sohlen- und Phalangenpolster können keine Aussagen getroffen werden. Die Zehen enden rund und stumpf, gelegentlich vorkommende

spitze Endigungen sind lokomotorisch bedingt. Die Fußlängen können ganz beachtliche Ausmaße erreichen, die bisher festgestellten Fußlängen liegen zwischen 26 und über 40 mm, sicher können aber noch größere Fußlängen erreicht werden.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 91 B; 97 B; 98):

Aufgrund ihrer gleichmäßigeren Belastung hinterlassen die plantigrad gehaltenen, pentadactylen Hände Eindrücke, die meist vier Zehen, zumindest aber die mittleren drei Zehen mehr oder weniger vollständig erkennen lassen. Bei kleineren Formen können je nach Belastung entweder Zeh I oder Zeh V im Eindruck fehlen, dagegen lassen die größeren Formen öfter die Eindrücke aller fünf Zehen erkennen. Die Zehenlängen verhalten sich wie bei den Fußeindrücken, Zeh I liegt weit innen und kann nahezu senkrecht zur Mittellinie ausgerichtet sein. Die Zehenspreizungen sind betragsmäßig erheblich größer als bei den Fußeindrücken, die Zehen I und IV können Winkel bis zu 130 Grad, die Zehen I und V sogar bis nahezu 180 Grad zwischen sich einschließen. Zeh V liegt gegenüber den Zehen II bis IV etwas zurück. Die Handsohle ist von rechteckiger bis subquadratischer Gestalt, ihre proximale Begrenzung kann meist nicht genau festgelegt werden. Aussagen über Sohlen- und Phalangenpolster sind kaum möglich. Die Zehen enden meist rund und stumpf. Die Handeindrücke sind stets etwas kleiner als die der Füße.

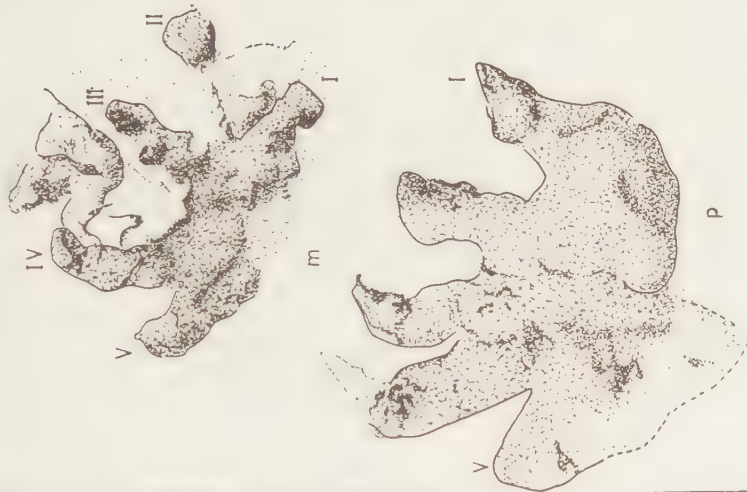
Variationsbreite:

Das morphologische Erscheinungsbild der Fußeindrücke hängt in starkem Maße von der Größe der Füße, der Art ihrer Belastung und natürlich von der Beschaffenheit des Untergrundes ab. Während die Eindrücke kleinerer Tiere noch vergleichsweise "grazil" (Abb. 91 B) wirken, hinterlassen die größeren Tiere relativ plumpe Eindrücke (Abb. 97 A, B). Daneben scheinen die Beträge der Zehenwinkel von der Breite des Tarsus abzuhängen: je breiter der Tarsus, um so größer die Zehenspreizung. Ebenfalls eine Frage der Körperdimensionen scheint auch der Grad der Auswärtsorientierung der Fußachsen zu sein: bei größeren Tieren scheinen die Fußachsen stärker nach außen gerichtet zu sein als bei kleineren Tieren, wo die Fußachse auch einmal gerade nach vorne oder leicht nach innen weisen kann (Abb. 91 B). Aus einseitiger, präaxialer Belastung der Füße (= Innendruck) resultiert ein unvollständiger meist dreizehiger Eindruck, der nicht die wirkliche Tarsusbreite erkennen läßt (Abb. 98).

Abb. 97:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Amphisauropus
latus: A) WND 1, ca. x 2,25; B) WIN 1b-2, ca. x 1,7.
 p=Fußeindruck, m=Handeindruck; I erster, V fünfter
 Zeh (von innen nach außen gezählt).



A



B



Abb. 98: Amphisauropus latus, SOB-GP, ca. x 2,4

Bei den Handeindrücken sind folgende morphologische Varianten möglich: 1. Weitgehend vollständiger Eindruck, der alle fünf Zehen zeigt, die - wie im Falle der Abb. 97 B angedeutet - sehr stark gespreizt sein können. 2. Unvollständiger Eindruck, in welchem Zeh V entweder fehlt oder nur teilweise eingedrückt ist (Abb. 91 B; 98). Die Zehen sind in ihren proximalsten Abschnitten oft nicht eindeutig voneinander und von der Sohle zu trennen (Abb. 98), daneben spiegeln die Eindrücke häufig falsche Längenverhältnisse der Zehen wieder; das betrifft insbesondere den längsten Zeh IV, der im Eindruck manchmal stark verkürzt erscheint (Abb. 91 B). Je nach Vollständigkeit der Eindrücke wird die Carpusbreite Überbetont und die Sohle zeigt stärker rechteckige Gestalt (Abb. 97 B), oder aber der Handeindruck wirkt insgesamt länglicher mit einer annähernd quadratischen Sohle (Abb. 91 B; 98).

Leider stehen für die Beurteilung der Fährtenproportionen nur wenige, mäßig gut erhaltene fortlaufende Fährten zur Verfügung. Die kleinste scheinbare Rumpflänge liegt bei 79 mm, die größte bei 101,5 mm. Nach den Fußlängen zu urteilen, müssen aber Rumpflängen bis ca. 160 mm und mehr möglich sein. Die Schrittwinkel und damit die Gangbreiten zeigen keine allzugroßen Schwankungen, so daß hier von einer recht gleichförmigen Lokomotion gesprochen werden kann. Anders als bei A. imminutus dürften die Stride: scheinbare Rumpflänge - Verhältnisse hier öfter den Wert 1,4:1 überschreiten. Die Tendenz zur Auswärtsorientierung der Fußachsen während der Lokomotion scheint mit wachsender Körpergröße zuzunehmen, während die Hände relativ stärker nach innen gedreht sein können.

Belastungsverhältnisse (Abb. 96-2):

Wie bei A. imminutus sind auch hier die Füße in ihren praaxialen Abschnitten stärker belastet, es macht sich jedoch eine Tendenz zur gleichmäßigeren Belastung der Füße bemerkbar. Der Längs- und die Querschnitte der Abbildung 96-2 stammen von einer kleinen Form. Hier zeigt sich im Längsschnitt wieder sehr deutlich eine partielle Druckentlastung im Metatarsalbereich, die einem Gelenk in dieser Position entsprechen kann. Am wahrscheinlichsten ist es, daß diese Gelenkung zwischen Tarsalia und Metatarsalia erfolgt, da eigentlich nur hier in einem primitiven Tetrapodentarsus der

transversale Bewegungsplan nicht durch zwischengeschaltete Tarsalelemente unterbrochen wird.

In den Querschnitten macht sich eine gewisse Tendenz zur gleichmäßigeren Belastung bemerkbar, aber immer noch liegt die größte Eindrucktiefe im präaxialen Abschnitt. Aus diesem Grunde halte ich einen Tarsus für wahrscheinlich, bei dem die Hauptbelastung von der Fibula diagonal über den Tarsus auf den inneren Fußabschnitt übertragen wird. Das setzt einen in vieler Hinsicht Trematops-ähnlichen Tarsus mit nicht verschmolzenen proximalen Elementen voraus. Nur in einem derartigen primitiven Tarsus sind m.E. solch einseitige Belastungsverhältnisse überhaupt denkbar. Ein reptilomorpher Tarsus mit zu Astragalus und Calcaneus verschmolzenen proximalen Elementen würde mit einiger Wahrscheinlichkeit zu gleichmäßigerer Belastung führen wie beispielsweise bei Gilmoreichnus.

Schwanzschleifspur:

Eine Schwanzschleifspur konnte bisher noch nicht nachgewiesen werden.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 99):

Die Erzeuger der Amphisauropus latus-Fährten waren vermutlich Tiere mit kurzem Rumpf und relativ langen Extremitäten. Der coupling value liegt durchschnittlich etwas höher als bei A. imminutus, er bewegt sich zwischen 0,67 und 0,75, also immer noch in PEABODYs very short bis short coupling-Bereich. Die Vorderextremitäten sind etwas kürzer als die Hinterextremitäten, wobei der Unterarmabschnitt relativ länger als der Unterschenkel sein kann. Die errechneten Werte für die einzelnen Extremitätenabschnitte sind:

Femurlängen:	17,50 - 22,00 mm
Tib./Fib.-Längen:	10,70 - 16,50 mm
Humeruslängen:	14,50 - 21,00 mm
Rad./Ulna-Längen:	nicht eindeutig feststellbar.

Die hypothetische Rekonstruktion der Abb. 99 beruht auf den Daten der Fährte SSN 1, welche im einzelnen sind:



Abb. 99:

Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen des möglichen Erzeugers von Amphisauropus latus-Fährten, basierend auf den Daten der Fährte SSN 1, ca. x 0,7.

Scheinbare Rumpflänge:	81,00 mm	coupling value = 0,70
Femurlänge:	18,25 mm	Unter-/Oberschenkel = 0,78
Tib./Fib.-Länge:	14,38 mm	Unter-/Oberarm = 0,98
Fußlänge:	27,00 mm	Humerus/scheinb. Rumpflänge = 0,21
Humeruslänge:	17,14 mm	
Rad./Ulna-Länge:	(16,85)mm	
Handlänge:	(22,00)mm	

Die hypothetische Rekonstruktion der Abbildung 99 zeigt ein relativ hochbeiniges Tier, Glenoid bzw. Acetabulum können sich während bestimmter Lokomotionsphasen in einer Höhe von 10,8 bzw. 11,5 mm befunden haben. Daraus resultiert eine geringe Neigung der funktionellen Körperlängsachse nach cranial, was zu der beobachteten gleichmäßigeren Belastung der Vorderextremitäten beitragen kann. Außerdem ergibt sich aus der Rekonstruktion eine Beckengürtel- bzw. Schultergürtelbreite von ca. 27 bzw. 25 mm. Mit den errechneten Femurlängen lassen sich manche Gangbreiten nur dann erzielen, wenn der Unterschenkel sehr schräg nach außen gestellt wird, wie das auch schon bei A. imminutus der Fall war. Das mag auch hier eine Erklärung für die Tendenz zur Auswärtorientierung der Fußachsen sein. Für die Größenordnung dieser Tiere erscheinen mir die Fußbreiten überproportional groß zu sein. Es stellt sich damit die Frage, ob hierin etwa eine bis zu einem gewissen Grade aquatische Adaptation zum Ausdruck kommt?

Von einem biomechanischen Standpunkt betrachtet sind die Erzeuger von A. latus für die Lokomotion auf dem Lande recht vorteilhaft gebaut: der Rumpf wird in seinem vorderen Abschnitt durch die relativ langen Unterarmabschnitte angehoben, die Wirbelsäule nicht zu stark belastet und der horizontale Antriebsschub kann voll wirksam werden. Eine gewisse Beschränkung der Leistungsfähigkeit ist wie bei A. imminutus vielleicht hierin zu sehen, daß die Unterschenkel nicht immer gerade nach vorn gebracht werden (?können). Insgesamt dürften diese Tiere gut an das Landleben angepaßt sein, eventuell auch in geringem Maße sekundär aquatisch adaptiert.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Um einem bestimmten Dimensionsbereich, der die Fußlängen unter 30 mm und Rumpflängen unter 80 mm beinhaltet, ist eine Unterscheidung der Fährten A. imminutus und A. latus nach morphologischen

und auch quantitativen Kriterien oft nur sehr schwer möglich. Ein mögliches Kriterium könnte vielleicht die bei A. latus relativ breitere und auch etwas größere Hand sein, was andererseits auch als positive allometrische Wachstumsfunktion gedeutet werden kann. Dies berücksichtigend scheinen mir die Beziehungen dermaßen eng zu sein, daß sogar eine ontogenetische Entwicklung der A. latus-Fährten aus A. imminutus in Betracht gezogen werden muß. Damit wäre die bisher gehandhabte Trennung der beiden Arten gegenstandslos; berücksichtigt man aber die Möglichkeiten erheblicher Formkonvergenzen gerade im Bewegungsapparat, scheint es zweckmäßiger, die Trennung beizubehalten.

Eine Zuordnung zu den Cotylosauriern allgemein und zu den Diadectosauria insbesondere - wie von HAUBOLD (1973, 1974) gefordert - halte ich aus verschiedenen Gründen für sehr unwahrscheinlich: einmal sprechen die Belastungsverhältnisse der Füße m.E. dagegen, zum anderen sind gerade die Vorderextremitäten der Diadectiden anders proportioniert. Auch geben ROMER & BYRNE (1931) die den Fuß von Diadectes rekonstruierten, eine Beschreibung eines hypothetischen Fußeindrucks, die weit von A. latus entfernt ist. ROMER & BYRNE stellen Fährten von Boropezia eakini in die Nähe kleiner Diadectiden. Für viel wahrscheinlicher halte ich eine Zuordnung von A. imminutus- und A. latus-Fährten zu den Seymouriamorpha, etwa in die Nachbarschaft metamorphosierter Verwandter der neotenischen Discosaurisciden.

Tabelle: 17						
Maße von: <i>Amphisauropus</i> Latus		1	2	3	4	5
Material:		LET 124-3	LET 124-2	S 12	SSN	LET 178
Stride	in mm	141,00	138,75	118,50	108,10	111,00
Fuß		100,00	98,25	80,00	79,11	79,00
Pace	in mm	21,00	21,70	21,50	24,50	25,50
Abstand Hand-Fuß	in mm	29,00	31,25	31,50	27,00	27,50
Fuß		80,00	88,15	70,50	85,15	84,50
Gangbreite	in mm	51,00	50,00	50,75	52,25	45,50
Hand		100,00	101,50	80,00	81,00	78,00
Rumpflänge	in mm	90,00	88,00	81,00	86,25	91,00
Fuß		104,00	100,25	80,00	82,17	92,00
Schrittwinkel	in Grad	--	--	+22,00	--	--
Hand		--	--	+20,50	--	--
Zeh III zur Fuß		--	--	--	--	--
Mittellinie Hand	in Grad	--	--	--	--	--
Länge		--	--	(28,00)	27,00	(29,00)
Fuß	in mm	--	--	(28,00)	28,00	(30,00)
Breite		--	--	--	(22,00)	--
Länge		--	--	--	--	--
Hand	in mm	--	--	--	(25,00)	--
Breite		--	--	--	--	--
Fuß Zeh I		--	--	--	5,50	--
II		--	--	--	8,50	--
III	in mm	--	--	--	12,50	--
IV		--	--	--	14,00	--
V		--	--	--	9,00	--
Hand Zeh I		--	--	--	5,00	--
II		--	--	--	7,50	--
III	in mm	--	--	--	10,00	--
IV		--	--	--	8,50	--
V		--	--	--	7,00	--
Stride: Fußlänge		--	--	(4,48:1)	4,00:1	(3,80:1)
Stride: Rumpflänge		1,43:1	1,34:1	1,30:1	1,33:1	1,47:1

3.3.5. Hyloidichnus arnhardti (HAUBOLD 1973); (Abb.100-104, Tab.18)

- 1971 b Hyloidichnus sp. nov. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Permiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes: S. 28, Abb. 2 (2).
- 1973 Hyloidichnus arnhardti sp. nov. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas: S. 12, Tab. 1, Abb. 3 (1), 24.
- 1974 Hyloidichnus arnhardti. - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfährten: S. 75.
- 1975 Hyloidichnus arnhardti. - HAUBOLD, Die Position der Autun/Saxon-Grenze (Unteres Perm) in Europa und Nordamerika: S. 91-98.
- 1976 cf. Hyloidichnus arnhardti. - FICHTER, Tetrapodenfährten aus dem Unterrotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan: S. 106, Abb. 11.

Holotypus: SW/Af 13

Locus typicus: Glasberg bei Nesselhof, Thüringer Wald, DDR.

Stratum typicum: Oberhöfer Schichten, Niveau der jüngeren Quarzporphyre, Autun, Unter-Perm.

Material: K 27, LET 308, LET 268, LET 290, Jec-F1-4, Sob-Hy-1, Sob-Hy-2, LET 208, 125, 104, 296, 287, 323, 245, 131, 152, 70; Lsch 664.

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet, ab unterer Abschnitt Jeckenbach Schichten (Unt. Lebach Gruppe) bis unterer Abschnitt Wadern Schichten (Nahe Gruppe).

Beschreibung:

Fährtenanordnung und Proportionen (Tab. 18):

Quadrupede Fährten mit deutlich primär alternierender Anordnung der Einzelfährten. Die Handeindrücke liegen wechselnd dicht vor den Fußeindrücken, randlich primäres Ubertreten ist möglich, aber nur selten verwirklicht. Die Gangbreite der Vorderextremitäten kann gelegentlich an die der Hinterextremitäten heranreichen, ist jedoch meist deutlich kleiner. Dementsprechend verhalten sich auch die Schrittwinkel. Während die Schrittwinkel der Hinterextremitäten zwischen 74 und 93 Grad liegen, sind die Schrittwinkel der Vorderextremitäten in der Regel größer als 90 Grad (88 bis 108 Grad). Die scheinbaren Rumpflängen liegen zwischen 57 und 70 mm.

Der relative Stride (Verhältnis Stride:scheinbare Rumpflänge) kann das 1,15- bis 1,56-fache der scheinbaren Rumpflänge betragen.

Die Fuß eindrücke sind meist gerade nach vorn bis schwach nach außen orientiert, während die Hand eindrücke meist mehr oder weniger stark nach innen gedreht sind.

Anzeichen einer $\pm$ geraden Schwanzschleifspur sind vorhanden. Die Erhaltung reicht jedoch nicht für eine weitergehende Analyse aus.

Morphologie der Fuß eindrücke (Abb. 100-102):

Die fünfzehigen Fuß eindrücke deuten plantigrade, semiplantigrade, gelegentlich aber auch subdigitigrade Fußhaltung an. Die Zehenlängen nehmen von I nach IV zu. Die Längenzunahme erfolgt nicht ganz gleichmäßig, Zeh I erscheint gegenüber II unverhältnismäßig kurz, so daß die Zehenspitzen I, II, III und IV einen relativ stark gekrümmten Bogen bilden. Dagegen liegen die Basen der Zehen I bis IV auf einem eher flachen Bogen, von dem Zeh V relativ weit nach hinten abgesetzt ist. Zeh V kann in etwa so lang wie Zeh II sein, obwohl er vielfach - je nach Erhaltung - länger bzw. kürzer wirkt. Die Zehenspreizung ist recht variabel: die Zehen I und IV bilden Winkel von 30 bis 70 Grad, die Zehen I und V Winkel von 66 bis 112,5 Grad. Die Zehen II, III und IV können nahezu parallel sein und mehr oder weniger gerade nach vorne ausgerichtet sein oder divergieren stark, wobei Zeh IV nach außen geneigt sein kann. Zeh I zeigt immer mehr oder weniger stark nach innen, Zeh V ist meist stark nach außen abgespreizt. Die Zehen wirken insgesamt sehr lang und sehr schlank, und infolge der relativ gleichmäßigen Belastung erscheinen meist alle Zehen im Eindruck, wenn auch nicht immer vollständig. Die Zehenenden sind rund und häufig gegenüber den proximalen Zehenabschnitten sehr stark eingedrückt. Vielfach laufen die Zehen aber auch in langen Gleitspuren spitz zu, was nicht als Hinweis auf eine Bewehrung durch Krallen oder Klauen mißdeutet werden darf.

Die Sohle ist nur schwach belastet und erscheint daher selten vollständig im Eindruck. Bei vollständiger Erhaltung wirkt sie schmal rechteckig. Ihre Abgrenzung gegenüber den Zehen und gegenüber dem umgebenden Sediment ist meist sehr unscharf.

In den Abbildungen 100 C; 101 C sind die Umrisse von Sohlenpolstern angedeutet, demnach wäre Zeh I eventuell ein kräftiges Basispolster zuzuordnen und dem Bereich proximal der Zehen II und III ebenfalls ein einheitliches, großes Polster. Distal davon können mehrere kleinere Polster ausgebildet sein, wie in Abbildung 101 C angedeutet ist. Die Zehen lassen zwar gelegentlich auch Einschnürungen erkennen, die als Polstergrenzen interpretiert werden könnten. Es ist jedoch nicht möglich, daraus auf die Phalangenzahl der betreffenden Zehen zu schließen.

Die Fußlängen liegen zwischen 20 und 30 mm.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 100-102):

Die fünfzehigen Handeindrücke zeigen stärker plantigrade Tendenz als die Fußeindrücke und sind von gedrungener Gestalt. Von den fünf Zehen erscheinen in der Regel nur die Zehen II bis V im Eindruck. Der weit innen gelegene Zeh I kann nur unter außergewöhnlich günstigen Bedingungen so deutlich nachgewiesen werden wie in den Abbildungen 100 A, B; 102. Gelegentlich hinterläßt er am proximo-medialen Handbereich eine Gleitspur (Abb. 101 A). Verschiedentlich kann auch Zeh V fehlen oder nur schwach angedeutet sein (Abb. 100 A). Die Zehenlängen nehmen von I nach IV zu; von II nach IV recht gleichmäßig, Zeh I dagegen ist unverhältnismäßig kurz, so daß die Zehenspitzen I bis IV auf einem stark gekrümmten Bogen liegen ebenso die Zehenbasen. Zeh V liegt zurück und wird nach außen abgespreizt.

Die Spreizung der Zehen I/IV kann 50 bis 106 Grad und I/V 75 bis 134 Grad betragen. Insgesamt wirken die Zehen kräftiger und relativ kürzer als bei den Fußeindrücken. Die Zehenspitzen sind nicht übermäßig stark gegenüber den proximaleren Abschnitten betont. Die Zehen enden meist rund und stumpf, gelegentlich aber auch in spitzen Gleitspuren. Eine interessante Erscheinung sind Y-förmig endende Zehenspitzen (Abb. 101 B), was jedoch selten zu beobachten ist.

Aufgrund der stärker plantigraden Tendenz und relativ stärkeren Belastung erscheint die Handsohle - mit Ausnahme des proximo-medialen Abschnittes - meist vollständiger im Eindruck als etwa die Fußsohle. Bei vollständiger Erhaltung ist sie schmal rechteckig, relativ gut von den Zehen abgesetzt und nur an ihrem

proximalen Rand unscharf gegenüber dem umgebenden Sediment abgegrenzt. Deutliche Hinweise auf Sohlen- bzw. Phalangenpolster sind nicht vorhanden.

Die Handlängen liegen zwischen 12 und 19 mm.

Variationsbreite:

In Abhängigkeit von der Beschaffenheit des Substrates sind folgende morphologische Erscheinungsformen möglich:

1. Abbildungen 100 C; 101 A: relativ tiefe Fuß- und Handeindrücke. Fußeindruck mit deutlich sichtbarer Sohle und stärkerer Belastung des proximo-medianen Abschnittes gegenüber mehr lateral gelegenen Sohlenbereichen. Die Zehen I bis IV relativ vollständig überliefert, wovon die Zehen I bis III am kräftigsten eingedrückt sind. Starke Betonung der Zehenspitzen I bis III, bzw. I bis IV. Die proximalen Abschnitte von Zeh V sind nur andeutungsweise zu erkennen, die Zehenspitze ist dagegen deutlich eingedrückt. Die Zehenspitzen I bis IV können in Gleitspuren enden. Am proximo-medianen Sohlenrand von LET 290 ist ein "zehenförmiger" Eindruck zu erkennen, der nicht erklärt werden kann. Zehenspreizung "normal": I/IV 60 Grad (Abb. 101 A), 70 Grad (Abb. 100 C); I/V 90 Grad (Abb. 101 A), 104 Grad (Abb. 100 C).
Handeindruck vierzehig. Bei 100 C fehlt vermutlich Zeh V, bei 101 A macht sich Zeh I nur mit einer Gleitspur bemerkbar. Handsohle schmal, rechteckig und proximal nur unscharf begrenzt. Zehenspreizung normal. Zehen können durch Gleitspuren verlängert sein.
2. Abbildungen 102 A, B, C: sehr flache Fußeindrücke, Handeindrücke tiefer und deutlicher eingedrückt. Fußeindruck mit undeutlichem oder kaum noch wahrnehmbarem Sohleneindruck, die Zehen sind nur teilweise bzw. nur mit ihren Spitzen sichtbar, Zehenspitze V kann fehlen, Zehenspitzen wirken "kugelig". Schwache Zehenspreizung: I/IV 42 und 46 Grad, I/V 78 und 81 Grad (Abb. 102 B, C). Handeindruck in der Regel vollständiger, meist vierzehig nur in äußerst seltenen "Glücksfällen" fünfzehig (Abb. 102 A). Zehenspitzen können kugelig hervortreten (Negativerhaltung). Sohle subquadratisch bis rechteckig; proximale entweder undeutlich und gerundet oder relativ scharf und

Abb. 100:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Hylodichnus arnhardtii: A) Sob-Hy-1, ca.
 x 2,8; B) Sob-Hy-2, ca. x 2,5; C) und D) K 27, ca. x 1,5. p=Fußeindruck, m=Handein-
 druck; I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).

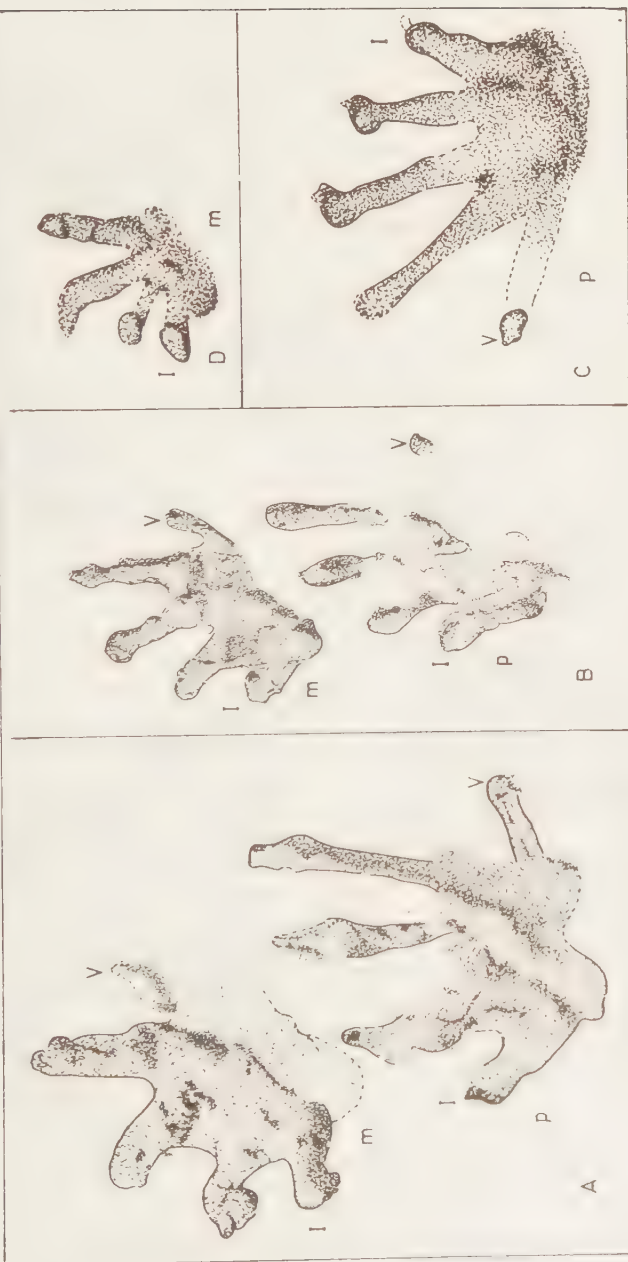




Abb. 101:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Hyleidichnus arnhardti: A) LET 290, ca. x 2,6; B) und C) Joo-F1-4, B ca. x 2,5; C ca. x 3,2. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).

Abb. 102:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Hyloidichnus arnhardi: A) LET 268, ca.
 x 2,7; B) und C) LET 308, ca. x 2,6. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V
 fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).



gerade. Proximo-mediane Sohlenbereiche stärker eingedrückt als laterale. Zehenspreizung schwach (mittlere Zehen nahezu parallel (Abb. 102 B) oder stark gespreizt: Winkel I/IV 94 Grad und I/V 130 Grad (Abb. 102 A).

3. Abbildungen 100 B; 101 B, C: sehr flache Fußindrücke, Handeindrücke etwas deutlicher. Fußindrücke sehr unvollständig. Infolge stärkeren Innendruckes nur die Zehen I und II oder I bis III mehr oder weniger vollständig und deutlich überliefert, IV entweder unvollständig oder nur mit distalen Abschnitten sichtbar. Der laterale Sohlenbereich wird nicht sichtbar, allerdings kann die Zehenspitze V noch eingedrückt sein. Zehen II, III und IV nahezu parallel orientiert. Die Zehen können in Gleitspuren oder - seltener - Y-förmig enden. Handeindruck etwas vollständiger, entweder breit und fünfzehig oder schmal und vierzehig. Zehenenden rund oder Y-förmig. Sohle schmal rechteckig oder subquadratisch mit undeutlicher proximaler Begrenzung. Zehenspreizung relativ schwach: Winkel I/IV 50 Grad und I/V 75 Grad (Abb. 100 B).

4. Abbildung 100 A: Extrem flacher Fußeindruck, etwas tieferer Handeindruck. Der Fußeindruck wird nur unter sehr flachem Lichteinfall vollständig erkennbar. Der sehr flache Eindruck und die für eine Negativerhaltung ungewöhnlichen Rinnen deuten darauf hin, daß das tonig-siltige Substrat oberflächlich glatt und angetrocknet war (im Augenblick der Fährtenzeugung). Beim Abheben des Fußes wurden Sedimentpartikel mitgerissen und blieben als scharfe Grate stehen, die in der Negativerhaltung scharfe Furchen bilden, wie sie auch in den Rezentversuchen zu beobachten waren. Aus der relativen Festigkeit des Substrates resultiert eine starke Zehenspreizung: Winkel I/IV 51 Grad und I/V 112 Grad. Die Sohle ist nur undeutlich zu erkennen und von rechteckiger Gestalt.

Beim Handeindruck sind die distaleren Abschnitte der Zehen I bis IV tiefer eingedrückt als beim Fuß. Zeh V ist nur andeutungsweise zu erkennen. Die Zehenspreizung ist sehr stark: Winkel I/IV 106 Grad und I/V 134 Grad. Die Sohle ist unvollständig und wirkt rechteckig.

Wollte man - im Rückblick auf die Ergebnisse der Rezentversuche - allein aus der Zehenspreizung den Sedimentzustand im Augenblick

der Fährtenenerzeugung abschätzen, so müßte in den Fällen 2 und 3 das Sediment sehr weich und vermutlich auch sehr naß gewesen sein, während es im Falle 1 schon eher plastisch reagiert haben kann. Im Fall 4 kann aber mit Sicherheit ein relativ festes, tonig-siltiges Substrat angenommen werden. Daß die Eindrücke auch bei relativ weichem Substrat nicht tiefer sind, läßt auf ein sehr leicht gebautes Tier schließen. Auch andere Beobachtungen unterstützen diese Theorie: auf denselben Fährtenflächen lassen sich häufig Fährten von Gilmoreichnus brachydactylus finden, die immer sehr tief eingedrückt sind. Ohne nun an die Zehenspreizung zu erinnern, kann es doch als sehr unwahrscheinlich gelten, daß die Fährten der beiden Arten immer zu unterschiedlichen Zeitpunkten erzeugt worden sein sollen.

Nach den bisherigen Feststellungen scheinen die scheinbaren Rumpflängen hauptsächlich in dem Bereich zwischen 57 und 76 mm zu liegen. Bei diesen relativ geringen Unterschieden in den scheinbaren Rumpflängen kommt es aber zu beachtlichen Unterschieden in den Stridelängen. Insgesamt schwankt der Stride zwischen 72 und 107 mm. Der Pace der Hinterextremitäten reicht von 58 bis 84 mm, der der Vorderextremitäten von 51,5 bis 81,75 mm. Eine beachtliche Spannweite zeigen auch die Hand-Fuß-Abstände, die zwischen 14,5 bis 30 mm liegen können. Die Gangbreiten der Vorderextremitäten können in Ausnahmefällen bis dicht an die Gangbreiten der Hinterextremitäten heranreichen. In der Regel zeigen jedoch die Hinterextremitäten mit 44 bis 58 mm deutlich größere Gangbreiten als die Vorderextremitäten mit 35 bis 47 mm. Dementsprechend verhalten sich die Schrittwinkel: die Hinterextremitäten erreichen Schrittwinkelwerte von ungefähr 73 bis 103 Grad, während die Vorderextremitäten Werte von 80 bis 110 Grad zeigen.

Das Verhältnis Stride/scheinbare Rumpflänge liegt zwischen 1,0 und 1,54.

Belastungsverhältnisse (Abb. 103-1):

In der Regel sind die Füße immer sehr flach eingedrückt. Die Querschnitte durch einen Fußbeindruck der Abbildung 103-1 B zeigen eine relativ gleichmäßige Belastung. Zwar ist die Basis von Zeh I sehr deutlich eingedrückt, aber auch die Basis von Zeh V zeichnet sich gut erkennbar ab (a). Ein durch die Zehenbasen II, III und IV gelegter Querschnitt (b) läßt erkennen, daß Zeh I recht tief eingedrückt ist, aber auch die Zehenbasen III und IV. Im distalen Fußabschnitt wird Zeh III gegenüber II und IV stärker belastet, aber auch die Spitze von Zeh V ist als deutlicher Eindruck zu erkennen (c). Diese Belastungsverhältnisse sprechen für einen reptilomorphen Fußbau, bei dem Astragalus und Calcaneus eine relativ gleichmäßige Druckverteilung garantieren.

Der Längsschnitt (Abb. 103-1 A) stellt in gewisser Weise einen Spezialfall dar, denn in der Regel wird der proximale Tarsus-Bereich nicht so stark eingedrückt wie hier. Im proximalsten Abschnitt zeichnet sich eine geringe Druckentlastung ab, die, wenn sie nicht zufälliger Natur ist, auf einen intratarsalen Bewegungsplan, etwa zwischen Astragalus, Calcaneus und den distal davon gelegenen Elementen oder zwischen Tarsalia und Metatarsalia, hindeuten kann. Zum Ende des Metatarsal-Abschnittes hin (MT) geht die Eindringtiefe und damit der Belastungsdruck gegen Null. Das spricht für relativ kurze Metatarsalia, denn bei langen Metatarsalia müßte in dieser Position eine größere Eindringtiefe auftreten. Mit Ausnahme des mittleren Zehenabschnittes, in dem die Belastung wiederum gegen Null strebt, nimmt die Eindringtiefe zur Zehenspitze hin stark zu.

Zusammenfassend kann gesagt werden: die Belastungsverhältnisse der Hinterextremität lassen auf einen reptilienhaften Fußbau mit möglicherweise sehr kurzen Metatarsalia und einem ?intratarsalen Bewegungsplan von allerdings nur untergeordneter Bedeutung schließen.

Schwanzschleifspur:

Eine Schwanzschleifspur konnte bisher nur in sehr ungenügender Erhaltung nachgewiesen werden.

Abb. 103-1:
Eindrücktiefen der Hinterextremitäten
von Hyleidichnus arnhardti

A) Längsschnitte, B) Querschnitte: px=proximal, d=distal, MT=Ende des Metatarsal-
abschnittes, die römischen Ziffern in B geben die Zehenpositionen an, a-e bsw. a-
d = Querschnitte von proximal nach distal aufeinanderfolgend.

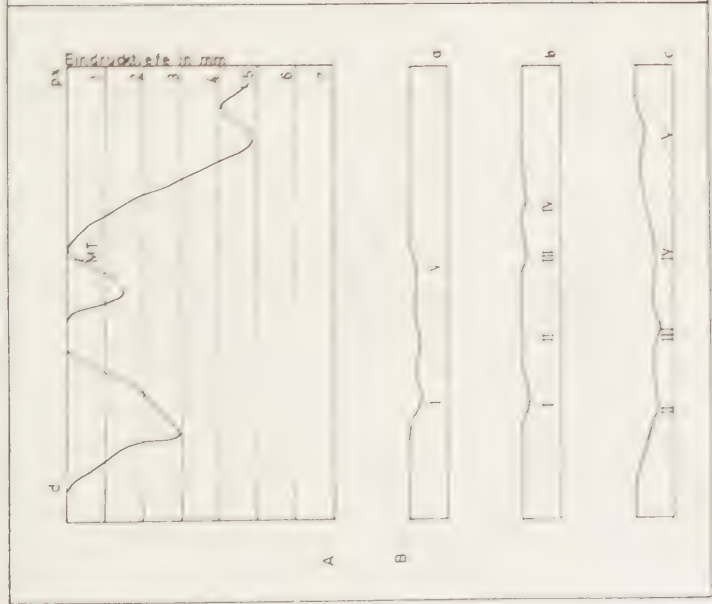
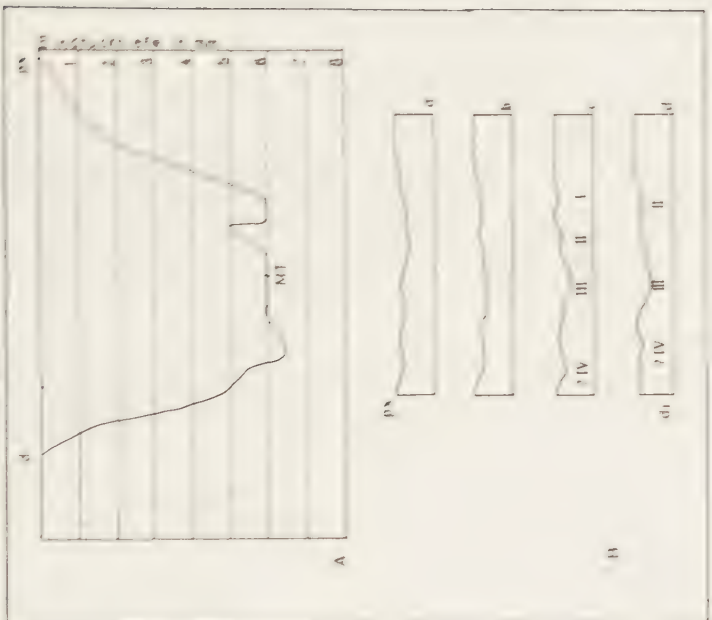


Abb. 103-2:
Eindrücktiefen der Hinterextremitäten
von Amphisaurides sp.

A) Längsschnitte, B) Querschnitte: px=proximal, d=distal, MT=Ende des Metatarsal-
abschnittes, die römischen Ziffern in B geben die Zehenpositionen an, a-e bsw. a-
d = Querschnitte von proximal nach distal aufeinanderfolgend.



Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 104 D):

Bei den Fährtenenerzeugern kann es sich um Tiere mit kurzem Rumpf und relativ langen Extremitäten gehandelt haben. Der coupling value liegt zwischen 0,67 und 0,70, ist also im Durchschnitt etwas höher als der von Anthichnium salamandroides oder Amphisauropus imminutus. Die Hinterextremitäten sind in der Regel länger als die Vorderextremitäten.

Die errechneten Werte für die einzelnen Extremitätenabschnitte sind:

Femurlänge:	13,60 - 17,74 mm
Tib./Fib.-Länge:	10,31 - 17,28 mm
Humeruslänge:	12,0 - 16,61 mm
Rad./Ulna-Länge:	13,12 - 17,46 mm

Die hypothetische Rekonstruktion der Abbildung 104 D basiert auf der Fährte LET 308-2, die Daten sind im einzelnen:

scheinbare Rumpflänge: 62,50 mm

Femurlänge:	17,74 mm	coupling value = 0,70
Tib./Fib.-Länge:	13,58 mm	Unter-/Oberschenkel = 0,76
Fußlänge:	21,50 mm	Unter-/Oberarm = 1,05
Humeruslänge:	16,53 mm	Humerus/scheinb.Rumpflänge = 0,26
Rad./Ulna-Länge:	17,46 mm	
Handlänge	19,61 mm	

Aus der Rekonstruktion resultiert eine hypothetische Schulter- und Beckengürtelbreite von ca. 17-18 mm. Es dürfte sich also um ein relativ schlankes und leichtes Tier gehandelt haben, was auch nach den immer sehr flachen Fußindrücken nicht anders zu erwarten war. Das Acetabulum kann sich während bestimmter Lokomotionsphasen in einer Höhe von etwas mehr als 8 mm, das Glenoid von etwas weniger als 8 mm über dem Untergrund befunden haben. Daraus resultiert eine geringe Neigung der Körperlängsachse nach cranial, was vielleicht zu der etwas stärkeren Belastung der Vorderextremitäten beiträgt. Die Rekonstruktion mit den angegebenen Daten setzt nur mäßig intensive laterale Körperundulationen voraus, nach den Verhältnissen Stride/scheinbare Rumpflängen (Tab. 18) sind jedoch auch intensivere laterale Körperundulationen zu vermuten. Unterschenkel und Fuß scheinen während der "propulsive" Phase relativ gerade nach vorne ausgerichtet zu sein.

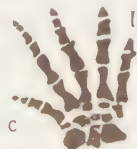
Abb. 104:

In A-C ist die Hinterextremität von Captorhinikos ohozaensis (nach OLSON & BARGHUSEN 1962) einem Hylodichnus arnhardti-Fuß-eindruck gegenüber gestellt. In C wurde die Phalangenstellung entsprechend dem Hylodichnus-Fuß-eindruck geringfügig verändert.

D) Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen des möglichen Hylodichnus-Erzeugers, basierend auf den Daten der Fährte LET 308-2, ca. $\times 0,5$.



D



Der kurze Rumpf, die langen Extremitäten und die relativ großen Verhältnisse Unterarm/Oberarm deuten möglicherweise auf recht aktive Tiere als Fährtenenerzeuger hin. Daß eine große lokomotorische Leistung aufgebracht werden kann, zeigt sich auch in dem hohen relativen Stride, der das 1,7-fache der Rumpflänge betragen kann. Insgesamt läßt sich etwa sagen, daß es sich bei den Erzeugern von Hyloidichnus arnhardti-Fährten um sehr leicht gebaute und behende Reptilien gehandelt haben kann.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Die fünfzehigen Handeindrücke, vor allem jedoch die in medio-lateraler Erstreckung relativ gleichmäßige Belastung der Hinterextremitäten sprechen für Reptilien als Fährtenenerzeuger. Aus den ständig sehr flachen Fußbedrücken läßt sich auf entsprechend leicht gebaute, schlanke und behende Tiere schließen. Die meist unscharfe proximale Sohlenbegrenzung läßt es als unwahrscheinlich erscheinen, daß eine cruro-tarsale Fußgelenkung vorliegt, die Tibia also frei über dem Astragalus rotiert. Wäre dies der Fall, müßte der proximale Sohlenabschnitt - wie etwa bei Gilmoreichnus - wesentlich deutlicher markiert sein. Somit kann man die Pelycosauria als Fährtenenerzeuger ausschließen. Unter den Cotylosauria kommen allein schon aus morphologischen Erwägungen die Captorhinomorpha in erster Linie in Betracht. Ein Fußbau wie er von OLSON & BARGHUSEN (1962, S. 66, Fig. 15 C) für Captorhinikos chozaensis etwa rekonstruiert wurde, erfüllt die wichtigsten Anforderungen, die aus den Hyloidichnus-Fährten an den Fußbau des erzeugenden Tieres gestellt werden. Auffallend ist der kurze Zeh I; die Metatarsalia sind relativ kurz und gedrunken, einschränkend muß vermerkt werden, daß Zeh V für Hyloidichnus arnhardti zu kurz ist. Nach der Position und Struktur von Astragalus und Calcaneus zu urteilen, ist eine gleichmäßige Druckverteilung zu erwarten, die auch den postaxialen Fußabschnitt einbezieht. Es muß hier dahingestellt bleiben, inwieweit der Astragalus eine einheitliche, komplexe Struktur darstellt, jedoch auch bei nicht vollständiger Verschmelzung des "proximalen Centralia-Anteils" mit dem "Tibiale-Anteil" (OLSON & BARGHUSEN 1966, S. 65) stellt der "Astragalus-Komplex" sicherlich eine funktionelle Einheit dar, deren enge Verbindung mit dem Calcaneus die erwähnte gleichmäßige Belastung garantiert. Was die funktionelle Fußgelenkung anbelangt, so sind nach SCHAEFFER (1941, S. 430) beim Captorhinomorphen-Tarsus

- bezogen auf Labidosaurus - keine Anzeichen einer cruro-tarsalen Gelenkung vorhanden, sondern die funktionelle Fußgelenkung soll immer noch in ihrer primitiven Position (nämlich zwischen den Tarsalia und den Metatarsalia) sein. FOX & BOWMAN (1966, S. 47) sind allerdings der Meinung, daß bei Captorhinus keine Zweifel an einer beweglichen Cruro-tarsal-Verbindung bestehen. Aus den Hyloidichnus-Fährten läßt sich keine funktionelle Fußgelenkung in ausschließlich cruro-tarsaler Position ableiten, wahrscheinlicher ist eine Fußgelenkung in primitiver Position kombiniert mit einer gewissen cruro-tarsalen Beweglichkeit.

Neben Morphologie und Belastungsverhältnissen zeigen auch die aus Hyloidichnus arnhardi-Fährten hergeleiteten hypothetischen Extremitätenproportionen einige Übereinstimmungen mit Captorhinomorphen. Aus den Fährten lassen sich verschiedentlich Verhältnisse für Unterschenkel/Oberschenkel um 0,74 berechnen, die gesamte Spannbreite reicht allerdings von 0,58 bis 1,12. Captorhinikos chozaensis zeigt ähnliche Werte (um 0,70) (Daten aus: OLSON & BARGHUSEN, 1962, S. 57, Tabelle 5). Für die Vorderextremitäten ergeben sich jedoch größere Differenzen. So liegen die hypothetischen Verhältnisse für Hyloidichnus wesentlich höher (bis 1,27) als bei C. chozaensis (max. 0,64) oder Captorhinus (0,70) und Paleothyris (0,72) (OLSON 1976, S. 20, Tab. 2). Zieht man in Betracht, daß die Erzeuger der hier behandelten Hyloidichnus-Fährten nur etwa 30 bis 50 % der Körpergröße von C. chozaensis oder Captorhinus erreichten und vermutet werden kann, daß dieses Verhältnis sich umgekehrt proportional zur Körpergröße verhält, so sprechen diese großen Differenzen nicht unbedingt gegen captorhinomorphe Fährtenherzeuger.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Die Erzeuger von Hyloidichnus arnhardi-Fährten sind mit einiger Sicherheit unter den Reptilien zu suchen. Pelycosaurier scheinen nicht in die nähere Auswahl zu kommen, während Cotylosauria (vom Typus Captorhinikos chozaensis etwa) als Fährtenherzeuger nicht ohne weiteres auszuschließen sind.

HAUBOLD (1973, S. 12) zieht als Erzeuger in erster Linie Diadectiden in Betracht, schließt aber auch einige spezialisierte Captorhinomorphen nicht aus. Diadectiden dürften mit einiger Wahrscheinlichkeit auszuschließen sein, denn auch kleinere Tiere (als Diadectes selbst) dieses Habitus hinterlassen wohl kaum solch schwach belastete, "zarte" Fußabdrücke.

Tabelle 18 Maße von: Arnoldt		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Material:		LET 245-3	LET 208	LET 131	LET 125	LET 308	LET 245-2	LET 152	LET 104-2	LET 308-2	LET 70
Stride	in mm	132,00	107,00	112,00	97,50	92,50	86,50	96,00	95,16	96,00	90,00
Fuß	in mm	84,25	76,00	75,00	76,33	69,16	69,00	67,25	66,75	65,25	62,50
Pac	Hand	81,75	65,16	65,50	68,66	59,35	63,50	61,50	63,50	61,75	59,50
Abstand Hand-Fuß	in mm	11,50	18,00	25,66	26,00	28,83	28,50	14,50	30,66	17,00	15,66
Fuß	in mm	52,00	49,16	50,00	58,16	48,00	52,50	46,50	47,25	45,00	43,25
Gangbreite	in mm	46,00	41,00	36,50	47,00	37,50	38,50	37,50	44,25	42,50	40,25
Hand	in mm	76,00	70,00	78,00	74,50	66,00	73,00	62,00	65,00	62,50	63,00
Rumpflänge	in mm	103,00	92,00	98,00	79,50	84,50	80,00	91,00	91,66	93,00	90,00
Schrittwinkel	in Grad	109,00	108,00	110,00	90,00	103,00	95,00	102,00	89,00	91,00	96,00
Zeh III zur Fuß	in Grad	--	$\frac{1}{2} 0$	--	--	--	--	--	--	--	--
Mittellinie	in Grad	--	$\frac{1}{2} 0$	--	--	--	--	--	--	--	--
Länge	in mm	--	25,00	28,00	(23,00)	22,50	--	--	22,00	(21,50)	--
Breite	in mm	--	--	24,00	--	22,50	--	--	23,50	--	--
Hand	in mm	--	--	--	(19,00)	17,00	--	--	--	--	--
Dreite	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Fuß Zeh I	in mm	--	--	--	5,00	4,00	--	--	--	--	--
II	in mm	--	--	--	9,00	8,50	--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	11,00	--	--	--	--	--	--
IV	in mm	--	--	--	13,00	--	--	--	--	--	--
V	in mm	--	--	--	7,00	--	--	--	--	--	--
Hand Zeh	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
I	in mm	--	--	--	4,00	3,50	--	--	--	--	--
II	in mm	--	--	--	8,00	7,00	--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	10,00	9,00	--	--	--	--	--
IV	in mm	--	--	--	6,00	8,00	--	--	--	--	--
V	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Stride, Fußlänge	in mm	--	4,281	4,201	(4,231)	4,111	--	--	4,321	(4,401)	--
Stride, Rumpflänge	in mm	1,751	1,521	1,531	1,301	1,401	1,181	1,241	1,401	1,531	1,421

Tabeller 18 Maße von: Hylodichthys arharata		11	12	13	14	15
Material:		LET 245-1	Jeo-F1-4-2	LET 296	Lech 664	Jeo-F1-4-3
Stride	in mm	75,50	72,83	74,50	71,00	73,25
Fuß		60,50	60,00	59,25	57,00	58,00
Pace	in mm	56,00	53,00	55,33	64,00	51,50
Abstand Hand-Fuß	in mm	24,66	25,50	26,50	30,00	20,16
Fuß		43,75	47,62	44,62	44,00	44,00
Gangbreite	in mm	35,00	38,30	37,66	42,00	35,25
Hand		66,00	63,33	63,50	70,00	57,00
Rumpflänge	in mm					
Fuß		85,00	73,83	78,00	76,00	81,00
Schrittwinkel	in Grad	96,00	88,62	95,00	80,00	92,00
Hand						
Zeh III zur Fuß	in Grad	-26	--	--	± 0	--
Mittellinie Hand		--	--	--	--	--
länge		--	--	(19,00)	(30,00)	--
Breite	in mm	--	--	(20,00)	--	--
länge		--	--	--	--	--
Hand	in mm	--	--	--	--	--
Breite		--	--	--	--	--
Fuß Zeh I		--	--	--	--	--
II		--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	--	--
IV		--	--	--	--	--
V		--	--	--	--	--
Hand Zeh		--	--	--	--	--
I		--	--	--	--	--
II		--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	--	--
IV		--	--	--	--	--
V		--	--	--	--	--
Stride: Fußlänge		--	--	(3,32:1)	(2,40:1)	--
Stride: Rumpflänge		1,44:1	1,15:1	1,17:1	1,05:1	1,28:1

3.3.6. Gilmoreichnus brachydactylus (PABST, 1900) (Abb. 105-115, Tab. 19)

- 1900 Ichnium brachydactylum nov. von Tabarz. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rothliegenden "Deutschlands" I: S. 60.
- 1905 a I. brachydactylum, tabarzense. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten aus dem Rotliegenden Deutschlands II: S. 9, 13.
- 1908 I. brachydactylum, tabarzense. - PABST, Die Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands": S. 92, 152; Fig. 30; Taf. 25 (2).
- 1971 a Gilmoreichnus brachydactylus. - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium: S. 34; Abb. 20 (2).
- 1973 b G. brachydactylus. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas: S. 18, 19; Bilder 33, 34; Tab. 4, Spalten 1-3.
- 1973 G. brachydactylus. - HAUBOLD & SARJEANT, Tetrapodenfährten aus den Keele und Enville Groups (Permokarbon) von Shropshire und South Staffordshire, Großbritannien.
- 1974 G. brachydactylus. - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfährten: S. 75, 78, 79; Abb. 46 (6), 47 (2).
- 1976 G. brachydactylus. - FICHTER, Tetrapodenfährten aus dem Unterrotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan

Holotypus: GN 1875

Paratypus: GN/JF 17

Locus typicus: Thüringer Wald, Steinbruch am Hübel bei Tabarz

Stratum typicum: Ob. Autun - Obere Goldlauterer Schichten

Material: LET 323, LET 265, LET 87/89, LET 134, LET 30, LET 245b, LET 13, SOB-Gb-1, LET 268, LET 33, IMS-F3c-1, LET 147, LSCH 670b, LET 325, LSCH 672, LET 230, LET 211, LET 220, LET 320, LET 235, LET 268, LET 327, LET 316, LET 245, JEC-F1-3, LSCH 679, LET 4, LET 249, K 22

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet, unterer Abschnitt Jeckenbach Schichten (Unt. Lebach Gruppe) bis unterer Abschnitt Wadern Schichten (Nahe Gruppe).

Beschreibung:

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 105-111); Tab. 19):

Quadrupede Fährten mit meist deutlicher primärer alternierenden Anordnung der Einzelfährten, aus einer zögernden Gangart kann eine



Abb. 105:
Gilmoreichnus brachydactylus-Fährte, LET 30, ca. x
0,85.



Abb. 106:

Gilmoreichnus brachydactylus-Fährte, LET 87/89, ca.
x 0,85.



Abb. 107:

Gilmoreichnus brachydactylus-Fährte,
LET 13, ca. x 0,64.



Abb. 108:

Gilmoreichnus brachy-
dactylus-Fährte, LET,
ca. x 0,75

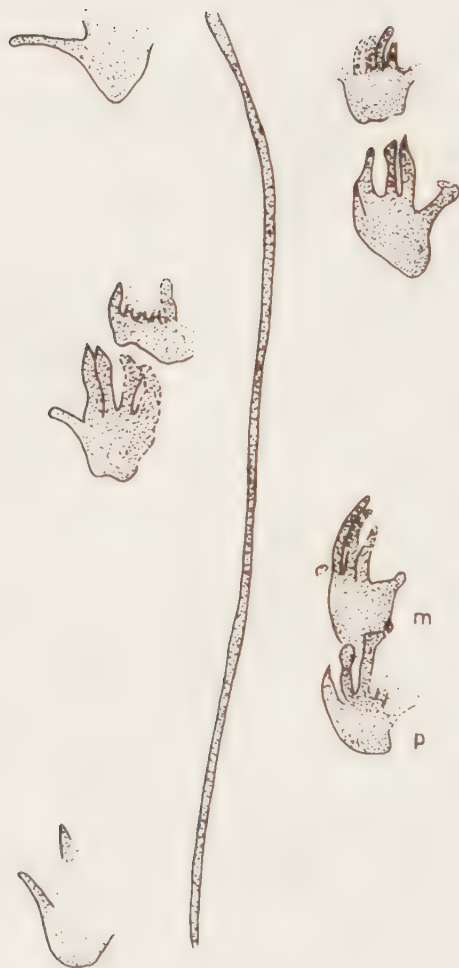
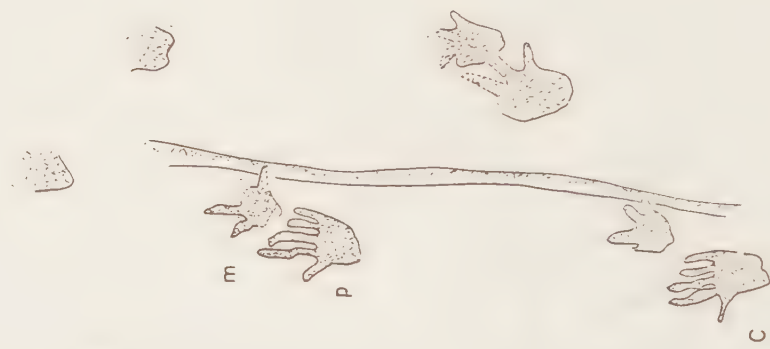
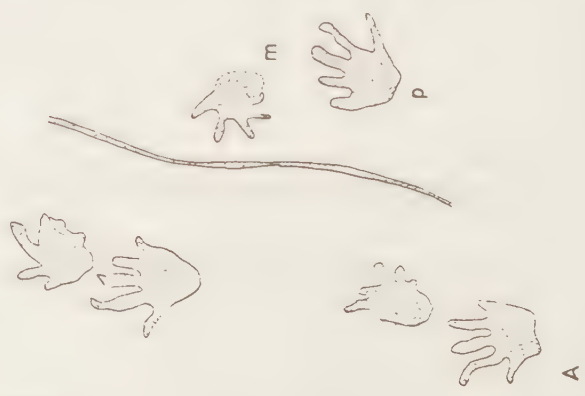


Abb. 109:
Gilmoreichnus brachydactylus-Fährte,
 LET 268, ca. x 1.



Abb. 110:
Gilmoreichnus brachydactylus-Fährte, LET 134, ca.
 x 0,85.

Abb. 111:
 Gilmoreichnus brachydaetylus-
 Fährten: A) LET 245 b; B) LET
 323; E) LET 265, alle ca. x
 0,85



unregelmäßige Anordnung resultieren, bei der Hand- und Fußindrücke sich wechselseitig gegenüber liegen können (Abb. 105); das ist jedoch klar als sekundäre Erscheinung infolge einer relativen Verkürzung des Strides zu erkennen. Je nach Gangart liegen die Handindrücke dicht bis weniger dicht vor den Fußindrücken. Generell sind die Gangbreiten der Hinterextremitäten größer als die der Vorderextremitäten. In einzelnen Fällen jedoch können sich die Gangbreiten weitgehend angleichen oder die Gangbreite der Vorderextremitäten kann die der Hinterextremitäten übertreffen, was sich auch unmittelbar in größeren Schrittwinkeln der Hinterextremitäten äußert. Bei den Füßen liegen die Schrittwinkel zwischen 67 und 102 Grad, bei den Händen zwischen 75 und 110 Grad. Die Fußachsen sind gerade nach vorn oder nach außen gerichtet, während die Hände meist mehr oder weniger stark einwärts gedreht sind. Das Verhältnis von Stride zu scheinbarer Rumpflänge kann von weniger als 1,2 bis über 1,5 hinaus reichen. Der Dimensionsbereich der scheinbaren Rumpflängen liegt zwischen 52 und 95 mm. Schwanzschleifspuren, die oft recht gerade verlaufen, sind weitaus häufiger als bei Amphisauropus.

Morphologie der Fußindrücke (Abb. 112, 113):

Die pentadactylen Fußindrücke deuten plantigrade Tendenz an. Infolge einer gleichmäßigeren Belastung werden viel öfter alle fünf Zehen im Eindruck sichtbar als etwa bei Amphisauropus. Die Zehenlängen nehmen von I nach IV recht gleichmäßig zu (über Zehenlängen vgl. Tab. 19), der meist nach außen gerichtete und je nach Erhaltung mehr oder weniger stark zurückliegende Zeh V ist noch etwa so lang wie Zeh II. Der Fuß ist im Gegensatz zu Amphisauropus primär länger als breit, wobei die Zehenspreizungen äußerst stark variieren können. Das Ausmaß der Zehenspreizung scheint weitgehend eine Frage der Untergrundverhältnisse zu sein: Weiches und wahrscheinlich schlüpfriges Substrat induziert eine Parallelstellung der Zehen I bis IV, Zeh V wird weiterhin nach außen abgespreizt; ein weniger stark nachgebendes Substrat dagegen führt zu normalen Zehenspreizungen. Eine wohl für nasses und weiches Substrat ganz typische Überlieferung zeigt Abbildung 112 B. Die Beträge der Winkel zwischen den Zehen I/IV können von ± 0 , also Parallelstellung, bis 75 Grad alle möglichen Zwischenwerte annehmen, bei den Winkeln zwischen den Zehen I/V nehmen die Beträge Werte von 43 bis

120 Grad an. Sehr wichtig für die Gesamtmorphologie der Fußeingdrücke ist Art und Umfang der Beteiligung der Fußsohle am Eindruck. Bei vollständiger Erhaltung ist sie wohl von subquadratischer bis (in antero-proximaler Richtung) rechteckiger Gestalt und proximal breit gerundet. Die seitlichen und proximalen Begrenzungen der Fußsohle sind meist schärfer fixiert als bei Amphisauropus. Über Sohlenpolster kann nur soviel gesagt werden, daß proximal von Zeh I ein kräftiges Basispolster ausgebildet sein könnte, das bei guter Erhaltung sich deutlich abzeichnen kann. Die Zehen können rund, spitz und manchmal sogar schwach keulenförmig enden, was aber im wesentlichen eine Frage der Substratbeschaffenheit und des Lokomotionsmodus ist, als daß es auf das Vorhandensein von Klauen oder Krallen zurückzuführen wäre. Die größten hier gemessenen Fußlängen liegen bei 30 mm.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 112-113):

Die Handeindrücke sind kleiner als die Fußeingdrücke und wie diese fünfzehig. Ihre häufig unvollständige Überlieferung könnte auf schwächer plantigrade Tendenz hinweisen. Von den fünf Zehen sind die Zehen II bis V je nach Erhaltung mehr oder weniger vollständig abgebildet. Zeh I dagegen liegt weit innen und kann häufig so stark nach innen und hinten gebogen sein, daß er sich nicht oder kaum noch von dem proximo-medianen Sohlenbereich abhebt. Die Zehenlängen nehmen von I nach IV zu; der gegenüber Zeh IV etwas zurückliegende V. Zeh ist noch ungefähr so lang wie Zeh III. Die Spreizung der Zehen ist meist größer als bei den Fußeingdrücken, die Zehen können aber auch parallel orientiert sein. Die meßbaren Winkel zwischen den Zehen I und IV liegen bei 55 bis 113 Grad, zwischen I und V sind sogar 163 Grad möglich. Aufgrund dieser starken Zehenspreizungen erscheinen die Handeindrücke oft breiter als lang. Wie bei den Fußeingdrücken ist auch hier Art und Umfang der Beteiligung der Handsohle am Eindruck recht unterschiedlich, bei vollständiger Erhaltung dürfte sie von subquadratischer Gestalt sein. Ihre laterale Begrenzung kann infolge Außendruckes deutlicher sein als die proximo-mediane. Über Sohlen- und Phalangenpolster sind keine Aussagen möglich. Die Zehen enden meist rund und können stark nach innen gekrümmt sein, was vor allem auf die Zehen I und II zutrifft, verstärkt wird dies noch durch die generelle Einwärtsdrehung der Hand, die in dem Sinne erfolgt, daß Zeh V der Hand ungefähr

parallel den Zehen III oder IV des Fußes ausgerichtet wird. Die Handlängen liegen zwischen 13 und 20 mm.

Variationsbreite:

Fährten von Gilmoreichnus brachydactylus zeigen eine enorm große morphologische Variationsbreite. Selbst im Verlauf ein und derselben Fährte können Fuß- und Handeindrücke von recht unterschiedlicher Ausbildung sein. Bei den Fußeindrücken basiert diese Formenmannigfaltigkeit vor allem auf der Größe der Zehenspreizungen und auf Form und Begrenzung der Fußsohlen. Die Zehen I bis IV können parallel gestellt sein (Abb. 109; 112 B) oder normal gespreizt (Abb. 113 A, B, C), vor allem kann aber Zeh V nur schwach nach außen gerichtet sein (Abb. 105) oder er kann nahezu senkrecht vom Fuß abstehen (Abb. 108). Dadurch und je nachdem wie der Zehenzwischenraum zwischen IV und V ausgebildet ist, können erhebliche Unterschiede in der relativen Länge von Zeh V und dem Grad seines Zurückliegens gegenüber IV deutlich werden (Abb. 105/106). Von ganz erheblichem Einfluß auf das morphologische Erscheinungsbild der Fußeindrücke ist die Ausbildung der Fußsohlen, die nach proximal langgezogen erscheinen können und dann entweder proximal mehr oder weniger U-förmig begrenzt sind (Abb. 106), oder aber sich "kegelförmig" derartig nach proximal verjüngen, daß proximal der Zehen III-V eine markante Ferse ausgebildet zu sein scheint. Vielfach ist aber der proximale Sohlenanteil stark verkürzt, was zu einer gedrunghenen Sohle führt, die entweder proximal breit gerundet ist (Abb. 113 A) oder aber derartig rechtwinklig begrenzt wird, daß der gesamte Fuß Eindruck eckig wirkt (Abb. 105; 111 A). Weitere morphologische Verfremdungen können durch scheinbare Einwärtskrümmungen der distalsten Zehenabschnitte erfolgen (Abb. 113A). In vielen Fällen handelt es sich aber nicht wirklich um eine Krümmung der Zehen, sondern eher um lokomotorisch bedingte Gleitspuren wie in Abb. 105; 112 C angedeutet. Dasselbe gilt wohl auch für eine scheinbare Tendenz zum auswärtsgerichteten Umbiegen von Zeh IV (Abb. 112 A). Bei den Handeindrücken liegen die morphologischen Variationsmöglichkeiten ebenfalls in der Form und Ausbildung der Sohlen und in der Ausrichtung bzw. Krümmung der Zehen begründet. Die Handsohle kann nach proximal ausgezogen sein (Abb. 105; 109), meist ist sie jedoch subquadratisch bis rechteckig ausgebildet (Abb. 106, 112 C). Viel wichtiger für die Morphologie ist die

Abb. 112:
 Verschiedene Überlieferungsvari-
 anten von *Gilmoreichnus brachy-*
daetylus: A) SOB-Gb-1, ca. x 2,6;
 B) LET 268, ca. x 2,8; C) LET
 30, ca. x 2,5.

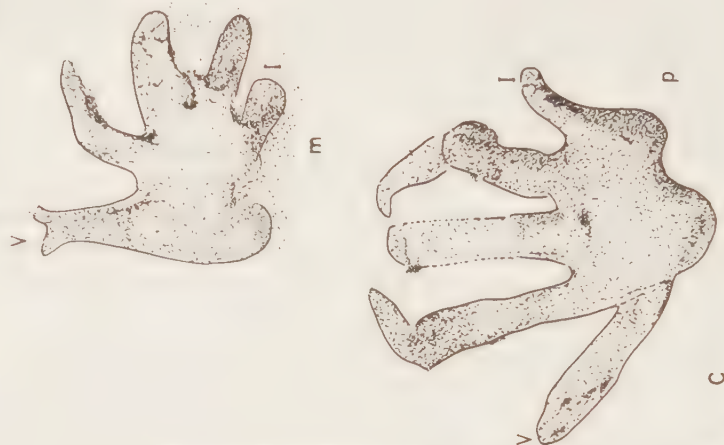
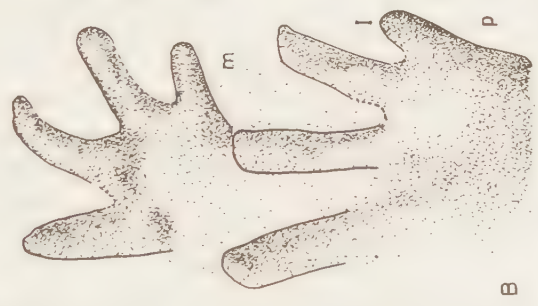


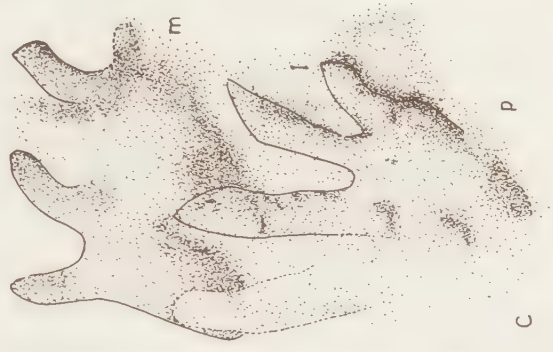
Abb. 113:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Gil-
moreichnus brachydactylus: A) K 22, ca. x 0,85;
 B) und C) LER 13, B ca. x 2,5, C ca. x 2,6.
 p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünf-
 ter Zeh (von innen nach außen gezählt).



A



B



C

Ausrichtung der Zehen, die mehr oder weniger gerade gestreckt sein können (Abb. 109) oder aber stark nach innen gekrümmt sind (Abb. 111 A). Bedingt durch die starke Einwärtsdrehung der Hände sind so die Zehen vielfach senkrecht zur oder entgegen der Fortbewegungsrichtung orientiert (Abb. 111 A). Häufig lassen sich in den Handeindrücken die Zehen in ihren basalen Abschnitten nicht voneinander und von der Sohle unterscheiden, so daß der Eindruck insgesamt etwas plump wirkt (Abb. 106; 107). Interessant ist auch, daß sich bei tiefen Handeindrücken eine morphologische Trennung der Sohle in einen distalen und einen proximalen Abschnitt abzuzeichnen beginnt (Abb. 112 A), ähnliches wurde auch bei den rezenten Versuchen beobachtet.

Bei den Fährtenproportionen sind die relativ großen Schwankungen in den Stride:scheinbare Rumpflängen-Verhältnissen, die sich zwischen 1,17 und 1,54 bewegen, bemerkenswert. Sicherlich sind dafür zu einem großen Teil die jeweiligen Substratverhältnisse verantwortlich, aber es kann hierin auch ein mehr oder weniger aktives Verzögern oder Beschleunigen gesehen werden, was auf räuberisches Verhalten schließen ließe. Es bleibt noch auf die unterschiedliche Orientierung der Hand- und Fußachsen hinzuweisen. Die Fußachsen können gerade nach vorn oder aber bis ca. 41 Grad nach außen gerichtet sein, dagegen ist die Einwärtsdrehung der Hände oft sehr weitgehend, sie kann zwischen ± 0 und mehr als 130 Grad schwanken.

Belastungsverhältnisse (Abb. 114-1):

Bei eingehender Betrachtung typischer Gilmoreichnus brachydactylus-Fährten fällt die gleichmäßigere Fußbelastung auf. Es kann zwar immer noch wie bei Amphisauropus ein Belastungsgefälle vom postaxialen zum präaxialen Abschnitt bestehen, doch ist der postaxiale Fußabschnitt immerhin so stark belastet, daß Zeh V meist noch am Eindruck beteiligt ist. In der Querschnittserie der Abbildung 114-1 B, die durch einen Gilmoreichnus-Fuß von proximal (a) beginnend bis zu den distalen und distalsten Zehenabschnitten (e) hin gelegt ist, kommt diese gleichmäßige Belastung zweifellos gut zum Ausdruck. Im Tarsusbereich (a+b) ist das Gefälle von median nach lateral kaum noch zu erkennen. In Höhe der Zehenbasen (c) ist nur noch eine geringe Bevorzugung des präaxialen Abschnittes zu erkennen, die sich nach distal (d, e) zunehmend auf Zeh III

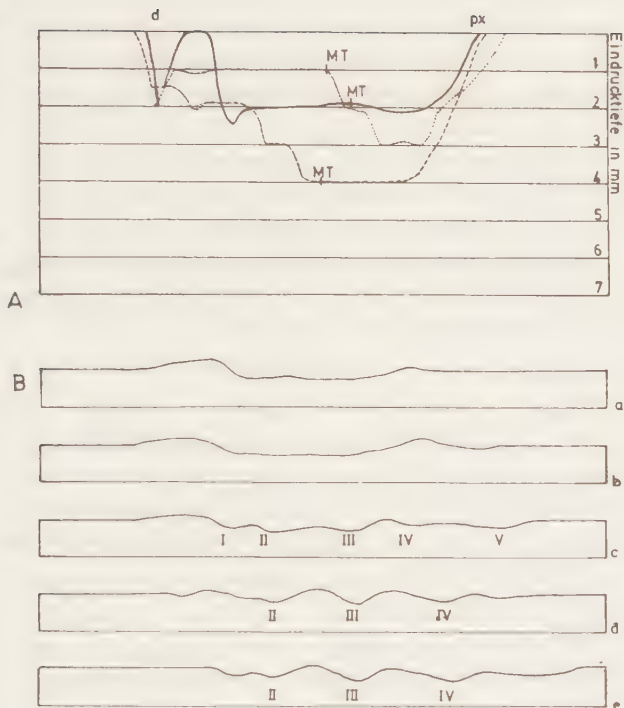


Abb. 114-1:

Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von Gilmoreichnus brachydactylus: A) Längsschnitte, B) Querschnitte; px=proximal, d=distal, MT=Ende des Metatarsalabschnittes; die römischen Ziffern in B geben die Zehenpositionen an; a-e = Querschnitte von proximal nach distal aufeinanderfolgend.

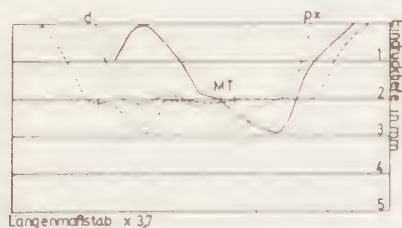


Abb. 114-2:

Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von Gilmoreichnus minimus, Längsschnitte.

Überträgt. Diese deutlich erkennbare stärkere Belastung des postaxialen Fußabschnittes muß primär auf eine Umstrukturierung des proximalen Tarsusbereiches zurückzuführen sein. Der Druck muß recht gleichmäßig durch Tibia und Fibula an den proximalen Tarsus übertragen werden, um dann von den proximalen Tarsuselementen ebenso gleichmäßig an die korrespondierenden Tarsalia bzw. Metatarsalia weitergeleitet zu werden. M.E. kann das nur durch proximale Tarsalelemente geschehen, die wie Astragalus und Calcaneus als eine funktionelle Einheit arbeiten und entsprechend mit Tibia und Fibula artikulieren. Somit wäre für ein Gilmoreichnus brachydactylus-Fährten erzeugendes Tier ein Fußbau zu fordern, der zumindest ein Labidosaurus entsprechendes Strukturniveau besitzt.

Die Längsschnitte in Abbildung 114-1 A zeigen größere Eindruckstiefen im proximalen Tarsusbereich, die entweder zum Ende des Metatarsalabschnittes hin oder erst nach dem Metatarsalabschnitt abnehmen. Nach dem Metatarsalbereich erfolgt im wesentlichen keine Druckzunahme mehr, erst in den distaleren und distalsten Zehenabschnitten kann der Belastungsdruck wieder ansteigen. Innerhalb des Metatarsalabschnittes macht sich keine typische "Sattelstruktur" wie etwa bei Amphisauropus oder Anthichnium bemerkbar. Es ist deshalb unwahrscheinlich, daß die funktionierende Fußgelenkung etwa zwischen Metatarsalia und Tarsalia liegen kann, sie muß nach proximal verlagert sein, um dort zwischen Crus und Tarsus zu wirken. Dies deutet auf einen Pelycosaurier-Tarsus hin, denn bei den Cotylosauria liegt nach SCHAEFFER die eigentliche Fußgelenkung noch zwischen Metatarsalia und Tarsalia.

Schwanzschleifspur

Schwanzschleifspuren werden bei Gilmoreichnus brachydactylus-Fährten häufiger überliefert als bei Anthichnium oder Amphisauropus. Dies könnte auf einen relativ schwereren oder längeren oder auch auf einen kielförmigen Schwanz zurückzuführen sein. Der Querschnitt der Schleifspur hängt im wesentlichen von der Beschaffenheit des Untergrundes ab, in Abb. 80 V ist er relativ schmal und asymmetrisch "gerundet", in Abb. 80 VI dagegen breit und flach. Der häufig ziemlich gerade Verlauf der Schleifspuren ist nur mit äußerst schwachen lateralen Körperundulationen zu erklären, damit spielt also die Rumpfmuskulatur für die Lokomotion keine allzu große Rolle mehr, was andererseits einen gut entwickelten Caudofemoralis-Komplex voraussetzt.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitäts-
beurteilung (Abb. 115 B):

Bei den Erzeugern von Gilmoreichnus brachydactylus-Fährten handelt es sich wahrscheinlich um Tiere mit kurzem Rumpf und relativ langen Extremitäten, der coupling value liegt zwischen 0,61 und 0,78, also in PEABODYs very short bis short coupling Bereich. Der Dimensionsbereich der scheinbaren Rumpflängen umfaßt 52,0 bis 95 mm, die Längen der einzelnen Extremitätenabschnitten liegen in folgenden Bereichen:

Femurlänge: 13,0 - 21,5 mm

Tib/Fib-Länge: 7,9 - 21,4 mm

Humeruslänge: 10,8 - 21,0 mm

Rad/Ulna-Länge: 11,8 - 27,6 mm

Über Fuß- und Handlängen vergleiche Tabelle 19.

Die Rekonstruktion der Abbildung 115 B basiert auf folgenden, aus der Fährte LET 87/89 errechneten Daten:

Scheinbare Rumpflänge: 95,0 mm | coupling value = 0,73

Femurlänge: 21,5 mm | Unter-/Oberschenkel = 0,86

Tib/Fib-Länge: 18,7 mm | Unter-/Oberarm = 1,14

Humeruslänge: 17,8 mm | Humerus-/scheinb.Rumpflänge = 0,18

Rad/Ulna-Länge: 20,4 mm

Fußlänge: 30,0 mm

Handlänge: 20,0 mm

Glenoid bzw. Acetabulum können sich während bestimmter Lokomotionsphasen in einer Höhe von ca. 11,2 bzw. 13,5 mm befinden. Daraus resultiert eine geringe Neigung der funktionellen Körperlängsachse nach cranial.

Aus der Rekonstruktion ergibt sich ein Tier mit relativ schlankem Rumpf (Becken- bzw. Schultergürtelbreite = 27 mm) und langen Extremitäten (der Schwanz könnte länger sein als hier dargestellt). Über den Schädel läßt sich höchstens aussagen, daß er nicht übermäßig schwer gewesen sein kann, da die Handeindrücke nicht ungewöhnlich hohe Belastung anzeigen. Die laterale Körperundulation ist gering, was ja auch oft in den gerade verlaufenden Schwanzschleifspuren zum Ausdruck kommt. Bemerkenswert ist der wesentlich längere Unter- als Oberarm. Die Tendenz zur Verlängerung der Unterarme scheint für die meisten Erzeuger der hier abgehandelten



A



B

Abb. 115: A) Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen des möglichen Erzeugers der Gilmoreichnus minimus-Fährten, basierend auf den Daten der Fährte LET 27, ca. $\times 0,70$; B) Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen der möglichen Gilmoreichnus brachydactylus-Fährten-erzeuger, basierend auf den Daten der Fährte LET 87/89, ca. $\times 0,70$.

Fährten typisch zu sein und kommt bei Tieren mit kleinen scheinbaren Rumpflängen noch verstärkt zum Ausdruck. Unter den Pelycosauria zeigt nach den von ROMER & PRICE (1940) angegebenen Maßen nur Haptodus saxonicus eine entsprechend stark ausgeprägte Verlängerung des Unterarmabschnittes. Mit kleiner werdender Rumpflänge würde vermutlich das Verhältnis Radius/Humerus noch wesentlich größer werden (vgl. OLSON 1976).

Nach den Proportionen der Vorderextremitäten zu urteilen, handelt es sich um ähnlich aktive Tiere wie Amphisauropus oder Anthichnium. Die Diskrepanz zwischen den Proportionen der Hinter- und Vorderextremitäten ist auf jeden Fall kleiner als bei Anthichnium, aber größer als bei Amphisauropus imminutus, so daß einzig und allein von diesem Standpunkt aus betrachtet, Amphisauropus imminutus gewisse lokomotorische Vorteile für sich verbuchen könnte. (Wie früher schon festgestellt, können sich solche Aussagen nicht auf die absoluten Fortbewegungsgeschwindigkeiten beziehen. Es bleibt dahingestellt, welcher der beiden Fährtenerezeuger schneller oder behender war.) Andererseits kommen bei A. imminutus keine solche großen relative Stridelängen vor, was für eine größere lokomotorische Wandlungsfähigkeit der Gilmoreichnus-Erzeuger spricht.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

HAUBOLD stellt 1973 die Erzeuger von Gilmoreichnus zu den Pelycosauria und vermutet aufgrund der Größe der Fährten Ophiacodontia; 1974 finden sie sich bei den Cotylosauria wieder. Dieses Beispiel zeigt klar, wie groß die Unsicherheiten in der osteologisch-systematischen Interpretation noch sind. Nach morphologischen Kriterien lassen sich Zuordnungen der Fährten zu bestimmten osteologischen Taxa allein nicht bewältigen. Für eine derartige Zuordnung sollten alle aus den Fährten nur irgendwie ersichtlich werdenden Hinweise auf die Körperproportionen und den möglichen Fußbau herangezogen werden. Nach Art der Fußbelastung in Gilmoreichnus brachydactylus-Fährten scheiden meines Erachtens als Erzeuger alle Amphibien und Reptilien unterhalb des Fußstruktur-Niveaus von Labidosaurus aus.

Weiterhin kommen voraussichtlich als Erzeuger nur solche Reptilien in Frage, bei denen die eigentliche funktionierende Fußgelenkung nicht mehr in metatarsaler-tarsaler Position liegt, sondern nach

proximal in cruru-tarsale Position gerückt ist; und das sind nach SCHAEFFER (1941) die Pelycosauria. Unter den Pelycosauriern wiederum muß nach solchen Formen gesucht werden, die Tendenzen zu großen R/H-Werten erkennen lassen. Nach einer Berechnung dieser Indices anhand aller von ROMER & PRICE (1940) veröffentlichten Daten hebt sich allein Haptodus saxonicus deutlich in diesem Sinne von allen übrigen Pelycosauriern ab, was zum Teil daran liegen mag, daß es sich um ein noch jugendliches Exemplar handelt. Mit kleiner werdenden Rumpflängen können bei dieser Art durchaus R/H-Werte erwartet werden, die sich der Obergrenze des Dimensionsbereiches von G. brachydactylus nähern. Der tatsächlich berechnete Wert von 0,91 liegt ohnehin schon im mittleren Bereich. Als weiterer Anhaltspunkt kommt hinzu, daß bei H. saxonicus das Verhältnis von Unterschenkel:Oberschenkel (Tib/Femur) auffallend klein zu sein scheint. Eine Tendenz zu sehr kleinen Unterschenkel:Oberschenkelverhältnissen zeigen auch einige G. brachydactylus-Fährten an.

Zusammenfassend bleibt zu sagen: Die Wahrscheinlichkeit, daß es sich bei den Erzeugern von Gilmoreichnus brachydactylus-Fährten um kleine Pelycosauria aus der engsten Verwandtschaft der Haptodontidae handelt, ist recht groß. Morphologische Einwände bestehen sicher nicht, da der schmalere Pelycosaurier-Tarsus eher auf G. brachydactylus zutrifft, als der breite Cotylosaurier-Tarsus.

Tabelle 19 Maße von Gilmorgschling brachydoxylus		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Material:		LET 89	IMS-F30-1	LET 147	LSCH 670b	LET 325	LET 33	LSCH 672	LET 134	LET 230	LET 13
Stride Fuß	in mm	134,00	111,00	93,00	105,50	100,66	110,50	111,00	89,50	114,00	105,00
		96,00	87,00	83,50	82,66	82,25	82,00	81,75	79,00	78,25	78,16
	Pace										
	Hand	79,75	89,25	86,50	74,00	70,00	71,25	71,75	75,00	72,00	65,75
	Abstand Hand-Fuß	53,25	30,75	32,00	22,16	21,33	32,50	30,00	23,00	26,50	18,00
Gangbreite	Fuß	64,50	67,50	63,50	64,33	63,62	57,50	61,00	56,00	53,50	58,33
	Hand	50,50	70,00	71,25	53,50	46,50	40,50	45,12	48,00	49,50	43,75
Rumpflänge	in mm	95,00	72,00	71,00	73,50	70,00	72,00	85,83	76,00	81,00	
Schrittwinkel	in Grad	89,00	77,50	67,00	78,00	75,50	80,33	83,16	70,00	93,00	89,00
Zeh III zur Mittellinie	in Grad	101,00	77,00	85,00	85,00	94,00	96,60	102,33	--	91,50	86,00
Länge	Fuß	25,00	25,00	--	--	-22;-41	-20	--	±0	--	±0
	Breite	27,00	--	--	--	--	27,00	--	±0	--	±0-43
	Länge	20,00	20,00	--	--	--	24,50	--	28,50	--	(22,00)
	Hand	(25,00)	--	--	--	(16,50)	20,00	--	23,00	--	--
Fuß Zeh	I	5,33	--	--	--	--	22,00	--	--	--	--
	II	11,33	--	--	--	7,50	5,00	--	--	--	(3,50)
	III	10,00	--	--	--	10,50	8,00	--	--	--	(8,50)
	IV	17,00	--	--	--	(13,50)	--	--	11,00	--	(9,00)
	V	10,00	--	--	--	--	12,00	--	16,00	--	(11,50)
Hand Zeh	I	15,00	--	--	--	--	9,00	--	10,50	--	--
	II	7,00	--	--	--	--	--	--	--	--	4,00
	III	9,00	--	--	--	--	5,00	--	--	--	7,00
	IV	11,00	--	--	--	--	6,00	--	--	--	9,00
	V	9,00	--	--	--	--	(7,00)	--	--	--	7,50
Stride: Fußlänge		4,46:1	4,46:1	--	1,43:1	4,57:1	4,09:1	--	3,14:1	--	4,77:1
Stride: Rumpflänge		1,33:1	1,27:1	1,25:1		1,53:1	1,53:1	1,29:1	1,47:1	1,40:1	1,47:1

Tabelle 19		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Name von: Gilmorlehng brachlyactylus		LET 30	LET 211	LET 220	LET 320	LET 235	LET 268	LET 327-2	LET 327-1	LET 316	LET 285
Material:											
Stride: Fuß	in mm	93,50	112,50	98,50	104,00	82,00	94,00	98,25	90,50	94,00	81,25
	in mm	78,00	77,25	74,50	70,50	69,50	68,50	67,25	67,50	66,50	65,95
	in mm	63,33	71,25	71,00	58,50	59,00	62,75	61,75	63,75	57,00	58,62
	in mm	15,50	19,33	27,00	22,33	25,50	26,66	16,83	17,83	24,66	23,50
	in mm	56,25	49,00	55,25	48,25	57,50	47,50	43,50	47,75	47,25	51,94
Abstand Hand-Fuß	in mm	47,50	41,00	48,50	39,50	35,00	41,00	35,00	48,00	31,75	40,75
	in mm	75,00	77,00	78,00	70,00	68,00	61,00	66,50	60,00	69,50	61,50
Rumpflänge											
Schrittwinkel											
Fuß		82,00	97,00	83,00	95,00	72,00	89,00	93,00	82,00	90,00	75,06
Hand			110,00	90,00	94,00	103,00	97,00	110,00	80,50	109,00	90,28
Zeh III zur Fuß		-21-41	--	--	--	--	40	--	--	--	-8(-25)
Mittellinie Hand		+38+70+82	--	--	--	--	--	--	--	--	+134
Länge				(31,00)	(29,00)	--	(28,00)	--	--	--	21,00
Fuß	Breite	25,50	--	--	--	--	23,00	--	--	--	{19,00}
	Länge	26,00	--	--	--	--	19,00	--	--	--	{16,00}
	Hand	20,50	--	--	--	--	--	--	--	--	(18,00)
	Breite	20,00	--	--	--	--	15,00	--	--	--	--
Fuß Zeh	I	6,00	--	--	--	--	--	--	--	--	5,00
	II	8,00	--	--	--	--	--	--	--	--	6,00
	III	13,00	--	--	--	--	--	--	--	--	9,00
	IV	14,00	--	--	--	--	--	--	--	--	10,00
	V	7,00	--	--	--	--	--	--	--	--	8,00
Hand Zeh	I	4,00	--	--	--	--	--	--	--	--	5,00
	II	4,50	--	--	--	--	--	--	--	--	6,00
	III	6,00	--	--	--	--	--	--	--	--	7,00
	IV	7,00	--	--	--	--	--	--	--	--	8,00
	V	6,00	--	--	--	--	--	--	--	--	6,00
Stride: Fußlänge		3,68:1	--	(3,17:1)	(3,58:1)	--	3,35:1	--	--	--	3,25:1
Stride: Rumpflänge		1,25:1	1,66:1	1,26:1	1,49:1	1,20:1	1,54:1	1,47:1	1,50:1	1,35:1	1,32:1

Tabelle: 19 Maße vom Gilmorgschug brachydectylus		21	22	23	24	25
Material:		JEC-F1-3-1	LSCH 679	LET 4	LET 249	LET 323
Strido	in mm	81,50	89,00	79,50	65,60	80,00
Fuß	in mm	60,25	56,50	50,50	55,75	55,50
Pace	in mm	53,50	57,00	47,50	45,80	54,37
Abstand Hand-Fuß	in mm	23,83	21,75	17,33	19,00	27,33
Fuß	in mm	44,50	34,00	40,75	44,91	30,15
Gangbreite	in mm	42,00	34,00	32,50	32,00	38,62
Rumpflänge	in mm	60,00	66,25	55,50	52,00	60,00
Fuß	in Grad	86,00	102,50	84,00	74,50	91,33
Schrittwinkel Hand	in Grad	75,00	102,00	97,00	92,50	83,50
Zeh III zur Fuß	in Grad	40	--	--	--	--
Mittellinie Hand	in Grad	--	--	--	--	--
Länge	in mm	--	(24,00)	--	22,00	(20,50)
Breite	in mm	--	--	--	20,00	17,50
Länge	in mm	--	--	--	13,00	16,50
Hand	in mm	--	--	--	13,50	15,50
Breite	in mm	--	--	--	--	--
Fuß Zeh I	in mm	--	--	--	5,00	--
II	in mm	--	--	--	7,00	(7,00)
III	in mm	--	--	--	10,00	(8,00)
IV	in mm	--	--	--	11,00	(9,50)
V	in mm	--	--	--	7,00	(7,00)
Hand Zeh	in mm	--	--	--	--	--
I	in mm	--	--	--	3,00	--
II	in mm	--	--	--	5,00	--
III	in mm	--	--	--	7,00	--
IV	in mm	--	--	--	5,00	--
V	in mm	--	--	--	--	--
Strido: Fußlänge		--	(3,70)	--	2,98:1	3,90:1
Strido: Rumpflänge		1,35:1	1,34:1	1,43:1	1,26:1	1,23:1

3.3.7. Gilmoreichnus minimus HAUBOLD, 1973; (Abb. 114-2; 115 A;
Tab.20)

- 1971 b ?Foliipes caudatus. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Permiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes: S. 25, Abb. 5 (3).
- 1973 Gilmoreichnus minimus. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas: S. 19, Bilder 3/6 links, Tabelle 4, Sp. 4.
- 1974 G. minimus. - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfährten: S. 75.
- 1976 G. minimus. - FICHTER, Tetrapodenfährten aus dem Unterrotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan: S. 104-106, Abb. 9, Tab. 2.

Holotypus: GN/JF 25

Locus typicus: Thüringer Wald; Kühles Tal bei Friedrichroda.

Stratum typicum: Autun - Untere Oberhöfer Schichten.

Material: K 23, K 24, K 25, K 26, LET 27, JEC-F1-1, LH 235,
LET 284, LSCH 668, KAP 4, LET 29.

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet, unterer Abschnitt Jeckenbach Schichten (Unt. Lebach Gruppe) bis Top Odernheim Schichten (Mittl. Lebach Gruppe).

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 116; Tab. 20): Quadrupede Fährten mit primärer alternierender Anordnung der Einzelfährten. Die Handeindrücke liegen dicht vor den Fußindrücken, wobei jedoch gewisse graduelle Verschiebungen möglich sind. Die Unterschiede in den Gangbreiten der Hinter- und Vorderextremitäten können groß sein, sehr häufig aber sind die Gangbreiten der Vorderextremitäten annähernd so groß oder gleich groß wie die der Hinterextremitäten, was sich unmittelbar auch in ähnlich großen Schrittwinkeln ausdrückt. Gelegentlich kann sogar der Schrittwinkel der Vorderextremität durchschnittlich kleiner sein, als der der hinteren. Die Schrittwinkel der Füße bewegen sich zwischen 73,5 und 95 Grad, die der Hände zwischen 75 und 107,25 Grad. Die Fußachsen können gerade nach vorne oder nach außen orientiert sein, die Handachsen dagegen sind meist nach innen gedreht. Das Verhältnis Stride: scheinbare Rumpflänge reicht von 1,23 bis zu 1,60. Die scheinbaren



A



B

Abb. 116:

Gilmoreichnus minimus-Fährten: A) K 23, ca. x 1,45; B) LET 27, ca. x 0,85.

Rumpflängen nehmen den Dimensionsbereich von 32 bis ca. 45 mm ein, es handelt sich also um sehr kleine Tiere. Schwanzschleifspuren sind möglich, jedoch meist nicht überliefert.

Morphologie der Fußindrücke (Abb. 117 A):

Von Gilmoreichnus minimus stehen nur wenige Eindrücke in genügend deutlicher Erhaltung zur Verfügung, so daß nur wenige Abbildungen möglich sind. Zweifellos zeigt die Fährte LET 27 in ihrem Verlauf die vollständigsten Fußindrücke. Die plantigraden bis semiplantigraden Fußindrücke sind fünfzehig, wobei oft nur die inneren zwei oder drei Zehen mehr oder weniger deutlich und vollständig abgebildet sind. Die Zehenlängen nehmen von I nach IV zu, Zeh IV wirkt sehr lang, der V. Zeh ist noch etwa so lang wie Zeh II und liegt gegenüber den Zehen I-IV zurück, wobei er stark nach außen gerichtet sein kann (Abb. 117 A). Die Spreizung der Zehen mag wie bei den meisten hier abgehandelten Fährten von der Beschaffenheit des Untergrundes abhängig sein, im Falle von LET 27 (Abb. 117 A) beträgt der Winkel zwischen den Zehen I und V 137 Grad, zwischen I und IV dagegen 82 Grad. Trotz starker Abspreizung von Zeh V wirkt der Fußbau etwa so breit wie lang. Die Sohle kann von breit rechteckiger Gestalt sein, bei vollständigerer Erhaltung zeigt sie eine proximal der Zehen IV und V gelegene schwache "Ferse". Die Begrenzungen der Sohle sind meist unscharf, über Sohlenpolster sind keine Aussagen möglich. In der Abb. 117 A zeigt der III. Zeh Einschnürungen, die auf Phalangenpolster zurückzuführen sein könnten und damit etwa eine Phalangenzahl von 4 anzeigt, die Zehen II und IV dürften jeweils eine Phalange weniger bzw. mehr aufgrund ihrer Längenverhältnisse aufweisen, so daß für diesen Fuß die primitive Reptilphalangenformel 23454 zutreffend sein könnte. Die Zehen enden sehr oft spitz, was eine Bewehrung durch Krallen möglich erscheinen läßt. Die Fußlängen können zwischen 12 und 18 mm liegen.

Morphologie der Handindrücke (Abb. 117 B):

Die kleineren Handindrücke sind ebenfalls fünfzehig und zeigen meist plantigrade Tendenz. Die Zehen I bis III sind meist vollständig abgebildet, Zeh IV kann mehr oder weniger unvollständig sein und V fehlt meist im Eindruck. Die Zehenlängen nehmen von I nach IV recht gleichmäßig zu, Zeh V liegt etwas zurück und wird

nach außen abgespreizt, er kann noch ungefähr so lang sein wie Zeh II. Im Falle von LET 29 (Abb. 117 B) ist der Zehenwinkel I/V 118 Grad und I/IV 65 Grad. Abhängig von der jeweiligen Zehenspreizung kann die Hand breiter als lang erscheinen. Die Handsohle zeigt bei vollständiger Erhaltung gedrunzen quadratischen Umriß, ihre proximale Begrenzung ist meist undeutlich. Über Sohlen- oder Phalangenpolster sind keine Aussagen möglich. Die Zehen können stumpf oder spitz enden, eine Bewehrung durch Krallen scheint möglich.

Variationsbreite:

Aussagen über eine Variationsbreite sind nur bedingt möglich. Die Morphologie der Fuß eindrücke hängt im wesentlichen von der Art der Fußhaltung ab. Semiplantigrade Fußhaltung führt zu Eindrücken wie in Abb. 116 A dargestellt. Hier ist der proximal von Zeh IV und V gelegene Sohlenabschnitt überhaupt nicht am Eindruck beteiligt, so daß der Fuß insgesamt sehr breit oder nahezu quadratisch wirkt. Der etwas plumpe Eindruck wird verstärkt, indem die Zehenslängen nur unvollständig überliefert sind oder die Zehen sind in ihren proximaleren Abschnitten nicht voneinander und von der Fußsohle zu trennen. Es sind aber auch Eindrücke möglich, bei denen die Fußsohle nach proximal stark verlängert erscheint und konisch zuläuft. Fehlt dann noch Zeh V, wird die Länge des Fußes gegenüber seiner Breite sehr stark überbetont; in Abb. 116 B sind diese Verhältnisse schwach angedeutet. Zeh IV zeigt öfter eine ausgesprochene Tendenz zum nach außen gerichteten Umbiegen (Abb. 116 B).

Bei den Handeindrücken ist vielfach entweder der innere erste Zeh oder der äußere V. Zeh nicht im Eindruck zu erkennen, so daß ein tetradactyler Handbau vorgetauscht wird (Abb. 116 A). Die Morphologie der Handsohle kann wie bei den Fuß eindrücken von der Art der Handhaltung abhängig sein. Bei starker semiplantigrader Haltung wird der proximalste Sohlenabschnitt nicht am Eindruck beteiligt, der Gesamteindruck wirkt daher breit rechteckig (Abb. 117 B), ist dagegen die Sohle mehr oder weniger vollständig zu erkennen, aber die Zehen sind nur unvollständig überliefert, kann der Gesamteindruck annähernd quadratischen Umriß zeigen (Abb. 117 C). Die Zehen I bis III können vielfach stark oder weniger stark nach innen gekrümmt sein wie in Abb. 116 A; 117 B angedeutet. Bei den Fährtenproportionen ist eine größere Schwankungsbreite in den



Abb. 117:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Gilmoreichnus minimus: A) LET 27, ca. x 2,9; B) LET 29, ca. x 2,9; C) LET 27, ca. x 3,0. p=Fußendruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).

Pace- und Gangbreitenwerten der Hände relativ zu den Füßen zu erkennen. Sowohl Pace als auch Gangbreite der Vorderextremität können deutlich kleiner sein als die entsprechenden Werte der Hinterextremitäten, sie können sich andererseits aber auch den Werten der Hinterextremitäten angleichen oder diese sogar übertreffen. Dies mag ein Hinweis darauf sein, daß die Rolle der Vorderextremitäten nicht mehr rein statischer Natur sind, sondern aktiv an der Lokomotion beteiligt sind. Das Verhältnis von Stride:scheinbare Rumpflänge variiert ähnlich stark wie bei G. brachydactylus, es reicht von 1,23 bis 1,60.

Belastungsverhältnisse:

Sowohl in medio-lateraler als auch in antero-proximaler Richtung stimmen die Belastungsverhältnisse mit den bei Gilmoreichnus brachydactylus dargelegten überein. Hier wie dort deutet im metatarsalen Bereich nichts auf einen Bewegungsplan hin, folglich muß die funktionelle Fußgelenkung in cruro-tarsaler Position zu finden sein. Dies bestätigt letzten Endes den generischen Zusammenhang zwischen G. minimus und G. brachydactylus.

Schwanzschleifspuren:

Es sind einige, allerdings sehr undeutliche Hinweise auf Schwanzschleifspuren vorhanden. Aufgrund ihrer sehr schlechten Überlieferung können sie jedoch nicht näher interpretiert werden.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung:

Bei den Erzeugern von G. minimus-Fährten handelt es sich um kleine Tiere mit kurzem Rumpf und relativ dazu langen Extremitäten, der coupling value liegt zwischen 0,65 und 0,70, also ausschließlich im short coupling-Bereich. Die Längen der einzelnen Extremitätenabschnitte sind:

Femurlänge:	7,0 - 10,0 mm
Tib/Fib.-Länge:	4,7 - 8,5 mm
Humeruslänge:	6,8 - 10,5 mm
Rad/Ulna-Länge:	? - 13,4 mm

Zweierlei Dinge sind hier von Interesse. Einmal besteht die Tendenz zu langen Radien, zum anderen aber sind die Unterschenkel oft

nur halb so lang wie die Oberschenkel. Der Verdacht könnte nahe liegen, daß dies Ausdruck allometrischer Wachstumsfunktionen ist, Gilmoreichnus minimus also möglicherweise auf juvenile Fährten-
zeuger hinweist. Die Rekonstruktion in Abbildung 115 A basiert auf der Fährte LET 27, die einzelnen Daten sind:

scheinbare Rumpflänge:	44,7 mm	coupling value = 0,66
Femurlänge:	10,0 mm	Unter-/Oberschenkel = 0,47
Tib/Fib.-Länge:	4,7 mm	Unter-/Oberarm = 1,27
Humeruslänge:	10,5 mm	Humerus/scheinb. Rumpflänge = 0,23
Rad/Ulna-Länge:	13,4 mm	
Fußlänge:	18,0 mm	
Handlänge:	10,5 mm	

Die Hinterextremitäten sind insgesamt etwas kürzer als die Vorderextremitäten, und das Verhältnis von epipodiale:m:propodiale:m Abschnitt ist in der Vorderextremität unvergleichlich höher. Das Tier war relativ schlank, aus der Rekonstruktion resultiert eine Becken- bzw. Schultergürtelbreite von rund 13 mm. Die lateralen Körperundulationen waren während der Lokomotion vermutlich nicht sehr intensiv.

Durch die langen Vorderarme wurde der Körper während der verschiedenen Lokomotionsphasen in seinem vorderen Abschnitt sehr stark angehoben, was sicherlich zu einer partiellen Entlastung der Wirbelsäule führte. Die Fortbewegung dürfte aus diesem Grund recht "leichtfüßig" erfolgt sein, eventuell bestand sogar die Möglichkeit zur kurzzeitigen bipeden Lokomotion. Gänzlich auszuschließen ist dies jedenfalls m.E. nicht.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Die generischen Beziehungen zu G. brachydactylus sind offensichtlich. Daneben erfährt die generelle Zuordnung zu den Pelycosauria eine zusätzliche Bestätigung durch die hier für möglich gehaltene primitive reptilische Fußphalangenformel von 2,3,4,5,4, wie sie die Pelycosauria ja aufweisen. Aus Gründen, die bei der Behandlung von G. brachydactylus dargelegt wurden, kommen von den Pelycosauria am ehesten Sphenacodontier als Fährtenzeuger in Betracht.

Tabelle: 20 Maße vom Gilmorlehnus minimus		1	2	3	4	5	6	7
Material:		LET 27	K 23	JEC-F1-1	LH 235	LET 284	LSCH 668	KAP 4
Stride	in mm	59,00	55,00	54,25	52,50	47,12	52,50	51,50
Fuß	in mm	43,25	41,83	41,75	41,00	37,90	35,90	34,50
Pace	in mm	44,00	38,50	35,10	33,00	35,83	34,90	32,25
Absland Hand-Fuß	in mm	15,00	10,50	12,62	13,13	13,62	6,16	8,66
Fuß	in mm	30,75	31,13	30,25	31,33	31,37	23,10	21,00
Gangbreite	in mm	30,75	29,66	20,50	25,50	28,16	21,80	20,50
Hand	in mm	44,75	37,50	41,00	37,75	38,25	33,00	32,00
Rumpflänge	in mm	46,50	79,75	86,00	79,00	71,50	95,00	94,00
Schrittwinkel	in Grad	83,00	88,50	107,25	75,00	80,25	99,25	97,00
Zeh III zur Fuß	in Grad	--	--	--	--	--	--	--
Mittellinie Hand	in Grad	--	--	--	--	--	--	--
Länge	in mm	(18,00)	(13,00)	--	(16,00)	(12,00)	--	--
Rechte	in mm	--	--	--	--	--	--	--
Länge	in mm	10,50	--	--	--	--	--	--
Hand	in mm	(13,00)	--	--	--	--	--	--
Rechte	in mm	--	--	--	--	--	--	--
Fuß Zeh I	in mm	--	--	--	--	--	--	--
II	in mm	--	--	--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	--	--	--	--
IV	in mm	--	--	--	--	--	--	--
V	in mm	--	--	--	--	--	--	--
Hand Zeh	in mm	--	--	--	--	--	--	--
I	in mm	--	--	--	--	--	--	--
II	in mm	--	--	--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	--	--	--	--
IV	in mm	--	--	--	--	--	--	--
V	in mm	--	--	--	--	--	--	--
Stride (Maßlinie)	in mm	(3,271)	(4,231)	--	(3,281)	(3,921)	--	--
Stride (Längslänge)	in mm	1,311	1,461	1,221	1,461	1,231	1,591	1,601

3.3.8. Amphisauroides sp. HAUBOLD 1970; (Abb. 103-2; 118-120):

1970 Amphisauroides. - HAUBOLD, Versuch einer Revision der Amphibienfährten des Karbon und Perm: S. 104; A. discessus = Bild 7^G, 21, Maße Tabelle 6; A. conrectus = Bild 7 F, 22, Tab. 6.

Generotypus: Amphisauroides discessus - GN/JF 4

Locus Typicus: Thüringer Wald - Kesselgraben bei Friedrichroda

Stratum typicum: Obere Goldlauterer Schichten

Material: LET 44, SOB-Am-1, IMS F3d-6, LH 38, IMS F 3d-5.

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet, gesichertes Vorkommen in den oberen Jeckenbach Schichten und oberen Odernheim Schichten (Unt. und Mittl. Lebach Gruppe) sowie im unteren Abschnitt der Wadern Schichten (Nahe Gruppe).

Vorbemerkung:

Es handelt sich um sehr seltene Fährten, die zudem nur als Einzel-fährten überliefert sind. Wahrscheinlich sind in dem Material beide Arten HAUBOLDs (A. discessus + A. conrectus) enthalten, doch wäre eine exakte Trennung nach Art und Umfang des bisherigen Materials verfrüht.

Beschreibung:

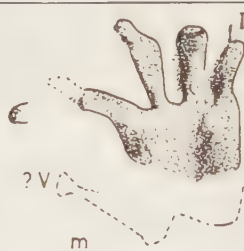
Morphologie der Fußindrücke (Abb. 118, 119):

Die fünfzehigen Fußindrücke zeigen plantigrade bis semiplantigrade Tendenz und etwas gleichmäßigere Belastung als die Amphisauropus-Fährten. Von den fünf Zehen ist Zeh III eindeutig der längste, was den Fußabdruck symmetrisch erscheinen läßt. Die Fußbreite scheint unterschiedlich zu sein, während sie in Abbildung 118 A extrem breit erscheint, wirkt sie in Abb. 118 B, C relativ schmaler. Soweit überhaupt meßbar, liegen die Zehenwinkel I/V zwischen 55 und 111 Grad, I/IV zwischen 63 und 96 Grad, der Winkel, den die Zehen I und III einschließen, kann zwischen 37 und 55 Grad liegen. Die Fußsohlen sind je nach Fußbreite von subquadratischer (Abb. 118 C) oder streng rechteckiger Form (Abb. 118 A; 119 B), ihre seitlichen und proximalen Begrenzungen sind meist fließend. Proximal IV und V könnte eine Ferse ausgebildet sein, die jedoch selten zum Abdruck gelangt. Über Sohlen- und Phalangenpolster sind keine Aussagen möglich. Die Zehen enden rund und stumpf, ohne jegliche Anzeichen einer Bewehrung mit Krallen oder Klauen.



Abb. 118:
 ?Verschiedene Überlieferungsvarianten von Amphisauroides sp. (möglicherweise
 auch verschiedene Arten): A) IMS F3d-5, ca. x 2,5; B) IMS F3d-6, ca. x 2,7;
 C) LET 44, ca. x 2,9. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, i erster, v fünfter Zeh
 (von innen nach außen gezählt).

Abb. 119: **V**erschiedene Über-
 lieferungsvarianten
 von Amphisauroides
 sp.: A) SOB-Am-1,
 ca. x 2,5.
 B) LH 38, ca. x 2,7.
 p=Fußeindruck, m=
 Handeindruck, I er-
 ster, V fünfter Zeh
 (von innen nach aus-
 sen gezählt).



Morphologie der Handeindrücke (Abb. 118, 119):

Die Handeindrücke deuten wie die Fußeindrücke semiplantigrade bis plantigrade Tendenz an. Ihre Größe relativ zu den Fußeindrücken kann von taxonomischer Bedeutung sein. In den Abbildungen 118 C und 119 B erscheinen sie kleiner als die Fußeindrücke, was nach HAUBOLD (1973) auf die Art A. correctus hinweisen würde; in den Abbildungen 118 B und 119 A wirken sie etwas größer, mithin nach HAUBOLD A. discessus. Leider sind in allen Fällen die Handeindrücke mehr oder weniger unvollständig, so daß eine generelle Artunterscheidung, die auf diesem Merkmal basieren würde, etwas verfrüht wäre. Die Hand scheint pentadactyl zu sein, wobei die Beurteilung der Zehenlängen etwas schwierig ist, aber die mittleren Zehen III und IV erscheinen am längsten und von ungefähr gleicher Länge. Die Zehenspreizungen können ganz beträchtlich sein, im Falle von Abb. 118 A erreicht der Winkel I/IV schon 132 Grad. Die Sohle kann von subquadratischer bis breit rechteckiger Form sein, ihre Begrenzungen sind meist undeutlich. Über Sohlen- und Phalangenpolster kann nichts ausgesagt werden. Die Zehen enden rund.

Variationsbreite:

Gültige Aussagen über eine Variationsbreite können anhand des geringen Materialumfanges natürlich nicht erwartet werden. Es muß in diesem Zusammenhang aber klargestellt werden, daß derartige Unterschiede in den Fußbreiten, wie sie beispielsweise zwischen LET 44 und IMS-F3d-5 bestehen, primärer Natur sein müssen und nicht etwa Überlieferungsbedingt. Es fällt auf, daß mit Ausnahme des Materials der Abbildung 119 A die Handeindrücke dicht bis sehr dicht vor den Fußeindrücken liegen. Darin könnten primäre Unterschiede in den Körperproportionen zum Ausdruck kommen, was jedoch aufgrund fehlender Fahrten nicht bewiesen werden kann.

Belastungsverhältnisse (Abb. 103-2):

Die Querschnitte durch einen Fußabdruck (Abb. 103-2 B) zeigen im proximalen Tarsusabschnitt (a, b) eine relativ ausgeglichene Belastungsverteilung. In Höhe der Zehenbasen besteht eine ausgesprochen bevorzugte Belastung der Zehen III und IV (c), während in den distaleren Zehenabschnitten der Belastungsdruck sich vornehmlich auf Zeh III - entsprechend seiner größten Länge - konzentriert.

Der Längsschnitt durch einen Fußeindruck (Abb. 103-2 A) zeigt eine kontinuierliche Zunahme der Eindringtiefe und damit der Belastung im proximalen Tarsusabschnitt. Zwischen Tarsus und dem mit MT gekennzeichneten Ende des Metatarsus macht sich eine deutliche Druckentlastung bemerkbar, die auf eine Gelenkung zwischen Tarsalia und Metatarsalia schließen läßt.

Zusammenfassend läßt sich sagen: die gleichmäßigen Eindringtiefen im Tarsusbereich deuten eine reptilomorphe Druckverteilung durch Astragalus und Calcaneus an. Die funktionelle Fußgelenkung scheint in primitiver nicht in cruro-tarsaler Position zu liegen. Demnach scheidet ein Fußbau vom Pelycosaurier-Typus offensichtlich aus, ein Fußbau vom Cotylosaurier-Typus ist dagegen wahrscheinlich.

Schwanzschleifspur:

Eine Schwanzschleifspur konnte an saar-pfälzischem Material noch nicht nachgewiesen werden, dagegen zeigen der thüringische Typus von A. discessus und A. conrectus mehr oder weniger stark gebogene, zum Teil relativ breite Schwanzschleifspuren.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 120 A):

Die Körperproportionen betreffende Aussagen sind anhand des saar-pfälzischen Materials nur bedingt möglich. Als Fährtenenerzeuger kommen vermutlich Tiere mit sehr langen Extremitäten im Verhältnis zur Rumpflänge in Frage. Eine hypothetische Rekonstruktion nach den Daten des thüringischen Typus von A. discessus scheint dies zu bestätigen. Eine Berechnung der einzelnen Extremitätenabschnitte aus den von HAUBOLD (1970, S. 106, Tab. 6) angegebenen Maßen liefert folgende Daten:

Scheinbare Rumpflänge:	41,00 mm	coupling value = 0,65
Femurlänge:	10,00 mm	Unter-/Oberschenkel = 0,99
Tib./Fib.-Länge:	9,90 mm	Unter-/Oberarm = 0,96
Fußlänge:	13,00 mm	Humerus-/scheinbare Rumpflänge
Humeruslänge:	9,17 mm	= 0,22
Rad./Ulna-Länge:	8,82 mm	
Handlänge:	12,00 mm	

Die hypothetische Rekonstruktion nach diesen Daten zeigt ein Tier mit breiter Schulter- und schmaler Beckenregion (ca. 16 bzw. 9 mm). Acetabulum und Glenoid können sich während gewisser Lokomotions-

Hypothetische Rekonstruktionen der Körperproportionen von A) den möglichen Amphisauroides discosaurus-Fährten-erzeugern, ca. x 0,7; B) den möglichen Varanopus microdaotylus-Fährten-erzeugern, ca. x 0,56; C) den möglichen Ichthyotherium gottae-Fährten-erzeugern, ca. x 0,2. Alle nach Daten des Thüringer Typus-Materials.



A



B



C

phasen in einer Höhe von 6,35 bzw. 5,77 mm befunden haben, woraus eine geringe Neigung der funktionellen Körperlängsachse nach cranial resultieren würde. Eine Rekonstruktion mit den errechneten Extremitätenlängen setzt keine oder nur geringe laterale Körperundulationen während der Lokomotion voraus, was durchaus in Übereinstimmung mit den mehr oder weniger nur großräumig gebogenen Schwanzschleifspuren des thüringischen Materials steht. Das große Verhältnis Unterarm/Oberarm von 0,96, die ausgewogene Proportionierung zwischen Hinter- und Vorderextremitäten (Unterschenkel/Oberschenkel = 0,99) sowie der kleine coupling value von 0,65 sprechen für ein relativ aktives, terrestrisch gut adaptiertes Tier als Fährtenenerzeuger.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Die Belastungsverhältnisse werden als reptilomorph gedeutet und sind übrigens in ihrer Grundstruktur nicht unähnlich denen von Foliipes abscisus, dessen Erzeuger möglicherweise unter den Vorläufern der Procolophonoidea zu suchen ist. Tatsächlich läßt sich die hypothetische Rekonstruktion der Abbildung 120 A in ihren Grundzügen - schlanke, lange Extremitäten und ein vergleichsweise plumper Rumpf - durchaus mit solchen kleinen, allerdings hochspezialisierten und sehr jungen Vertretern der Procolophonidae, wie Leptopleuron lacertinum oder Hypsognathus fenneri, in Übereinstimmung bringen. Bei diesen kleinen Procolophoniden scheinen Tendenzen zur Verlängerung speziell der Unterarmabschnitte zu bestehen. So läßt sich aus einer Abbildung von Leptopleuron lacertinum bei KUHN (1969, S. 49, Abb. 28) ein Verhältnis Radius/Humerus von ca. 0,80 ableiten, und das Verhältnis Humerus-/Rumpflänge liegt bei ungefähr 0,20. Sicherlich lassen sich die möglichen Erzeuger der Amphisauroides-Fährten nicht direkt mit diesen triassischen Procolophoniden vergleichen, allein schon der teilweise sehr viel breitere Tarsus der Fährten spricht dagegen. Andererseits ist es nicht auszuschließen, daß sich in den Amphisauroides-Fährten permische Vorläufer dieser hochspezialisierten Procolophoniden dokumentieren. Was die spezielle Fußmorphologie anbelangt - Zehen III und IV gleich lang oder III länger -, so scheint dies nicht unbedingt gegen Vertreter der Procolophonoidea als Fährtenenerzeuger zu sprechen, denn schon Procolophon selbst zeigt nur geringe Längenunterschiede dieser Zehen.

3.3.9. Foliipes abscisus HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963;

(Abb. 121-126; Tab. 21)

- 1963 Foliipes abscisus n. sp. - HEYLER & LESSERTISSEUR, Pistes de tétrapodes Permians dans la région de Lodève (Hérault): S. 144, 145; Fig. 10, Taf. 1 (1).
- 1971 a F. abscisus. - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium: S. 28, Abb. 16 (5, 6).
- 1973 F. abscisus. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas: S. 30.
- 1974 F. abscisus. - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfährten, S. 83, Abb. 51, rechts.
- 1976 cf. Foliipes abscisus. - FICHTER, Tetrapodenfährten aus dem Unterrotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan: S. 107, Abb. 10.

"Plastotypus": Gisement G 3

Locus typicus: Becken von Lodève - NE von Le Puech.

Stratum typicum: Saxonien - Zone de transition.

Material: LSCH 630, LET 427, LSCH 375, LET 148, LSCH 350, LET 158, LSCH 673, LET 149, LET 239, LSCH 293, LH 196, K 28, LET 281, LH 224, LET 285, LET 222, LSCH 509, LET 274, LSCH 655, LSCH 374, LH 547, IMS-F2-1, KAP 4, KAP 7, JEC-F7-1, LET 295.

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet, fraglich in Rheinhessen, mittlere Jeckenbach Schichten (Unt. Lebach Gruppe) bis untere Wadern Schichten, fraglich bis mittlerer Abschnitt Rötelschiefer (Nahe Gruppe).

Beschreibung:

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 121; 122 B; Tab. 21):

Quadrupede Fährten mit ?primär alternierender bis ?sekundär wechselseitiger Anordnung der Einzelfährten. Die Handeindrücke können weit oder dicht vor den Fußindrücken liegen. Die Gangbreiten der Hinter- und Vorderextremitäten können in verschiedenen Fällen relativ groß sein, durchschnittlich sind sie jedoch nicht größer als in den anderen hier behandelten Fährten. Sehr auffallend ist aber eine Angleichung der Gangbreiten der Vorderextremitäten an die der Hinterextremitäten, gelegentlich zeigen die Vorderextremitäten



Abb. 121:

Foliipes abscisus-Fährte, K 28, ca. x 0,85.



Abb. 122:
A) Jacobilichnus caudifer-Fährte,
Kir-F1-II, ca. x 0,85.
B) Follipes absceus-Fährte,
LET 158, ca. x 0,85.

sogar größere Gangbreiten. Dementsprechend verhalten sich auch die Schrittwinkel, d.h. die Unterschiede in den Schrittwinkeln sind generell nicht sehr groß und die Schrittwinkel der Füße können die der Hände übertreffen. Bei den Füßen belaufen sich die Schrittwinkel auf 58 bis 91 Grad, bei den Händen auf 56 bis maximal 100 Grad. Charakteristisch ist das Verhältnis von Stride: scheinbare Rumpflänge, das sich allgemein zwischen 0,9 ~ 1,3 bewegt, unter günstigen Umständen kann es auch schon mal den Wert 1,4 erreichen. Die Fußachsen sind meist nach außen geneigt, während die Handachsen nach außen, gerade nach vorn oder leicht nach innen orientiert sein können. Der Dimensionsbereich der scheinbaren Rumpflängen liegt zwischen 42 und mehr als 100 mm, vermutlich sind noch größere Rumpflängen möglich. Die Fußlängen lassen sich nur in wenigen Fällen einigermaßen genau bestimmen, sie können wahrscheinlich mehr als 40 mm erreichen. Schwanzschleifspuren sind bisher nicht überliefert.

Morphologie der Fußindrücke (Abb. 123, 124)

Die pentadactylen Füße zeigen je nach Untergrund plantigrad oder digitigrade Tendenz. Von den fünf Zehen sind häufig nur die Zehen II bis IV einigermaßen vollständig erhalten, während Zeh I meist und Zeh V beinahe immer im Eindruck fehlt. Die mittleren Zehen III und IV sind am längsten und von ungefähr gleicher Länge, Zeh II kann so lang sein wie der zurückliegende und nach außen gerichtete Zeh V; Zeh I dagegen ist eindeutig der kürzeste. Die Spreizung der Zehen ist mit Ausnahme von Zeh V nicht sehr ausgeprägt, die Zehen I bis IV können zumindest mit ihren proximalen Abschnitten parallel bis subparallel orientiert sein, Zeh V kann um ca. 114 Grad von der Richtung des I. Zehes nach außen abweichen. Der Fußbau dürfte primär länger als breit sein.

Die Fußsohle ist nur selten vollständig überliefert; bei vollständiger Überlieferung ist sie in antero-proximaler Richtung lang ausgezogen und wird durch eine mehr oder weniger tiefe Furche (Negativerhaltung) von den Zehen getrennt (Abb. 121). Ihre Begrenzungen sind selten scharf fixiert. Über Sohlen- oder Phalangenpolster sind keine Aussagen möglich. Die Zehen enden rund oder leicht zugespitzt, ohne jedoch konkrete Hinweise auf eine Bewehrung durch Krallen zu liefern. Bemerkenswert ist, daß die Zehen III und IV eine ausgesprochene Tendenz zum auswärtsgerichteten Umbiegen zeigen.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 123, 124):

Die fünfzehigen Hände zeigen stärker plantigrade Tendenz als die Füße. Im Eindruck werden von den fünf Zehen günstigstenfalls die Zehen II bis V mehr oder weniger deutlich sichtbar, Zeh I fehlt entweder ganz oder ist nur angedeutet. Die Zehenlängen nehmen von I nach IV einigermaßen gleichmäßig zu, der gegenüber IV zurückliegende V. Zeh kann etwa noch so lang wie Zeh II sein.

Die Zehenspreizung dürfte wie in anderen Fällen auch untergrundsabhängig zu sein, ist aber generell nicht sehr groß. Vor allem die mittleren Zehen III und IV können subparallel orientiert sein; im Falle des abgebildeten Materials LSCH 505 und KAP 7 (Abb. 123 A, D) schließen die Zehen I und IV Winkel von 90 Grad, I und V Winkel von 110 bis 125 Grad zwischen sich ein. Die Hand dürfte in etwa so breit wie lang sein. Im Gegensatz zu den Füßen zeigen die Hände keine in antero-proximaler Richtung ausgedehnten Sohlen, bei vollständiger Erhaltung sind sie eher von subquadratischer Gestalt. Die Sohlenbegrenzungen sind meist undeutlich, über Sohlen- und Phalangenpolster sind keine Angaben möglich; die Zehen enden stumpf oder nur leicht zugespitzt, eindeutige Hinweise auf eine Bewehrung durch Krallen sind nicht gegeben. Wie bei den Fußindrücken, aber in geringerem Grade als bei diesen, kann auch hier Zeh IV nach außen umgebogen sein. Die Handeindrücke sind insgesamt kleiner als die Fußindrücke.

Variationsbreite:

Kennzeichnend für diese Art sind die eng gestellten Fuß-Zehen I bis III, die meist nach außen gebogenen IV. Zehen und die von den Zehen durch eine tiefe Furche getrennten Sohlen. Aber nicht in allen Überlieferungsformen kommen diese Charakteristika deutlich zum Ausdruck. So können die langgezogenen Fußsohlen ganzlich fehlen (Abb. 123 A), daneben können die wahren Längenverhältnisse der Zehen verfälscht werden, indem die inneren Zehen durch Schleifspuren stark verlängert erscheinen (Abb. 123 C). Das nach außen gerichtete Umbiegen der IV. Zehe ist ein recht konstant auftretendes Merkmal wie auch das enge "Zusammenstehen" der ersten drei Zehen. In einigen "aberranten" Erhaltungen sind diese Merkmale bis ins Extrem übersteigert (Abb. 123 C, D), kommt dann noch eine Verlängerung der inneren Zehen durch Schleifspuren hinzu, ist die



Abb. 123:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Foliales abscissus: A) KAP 7, ca. x 2,6;
 B) LET 158, ca. x 2,7; C) LET 295, ca. x 2,5. p-Fußein-
 druck, m-Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).

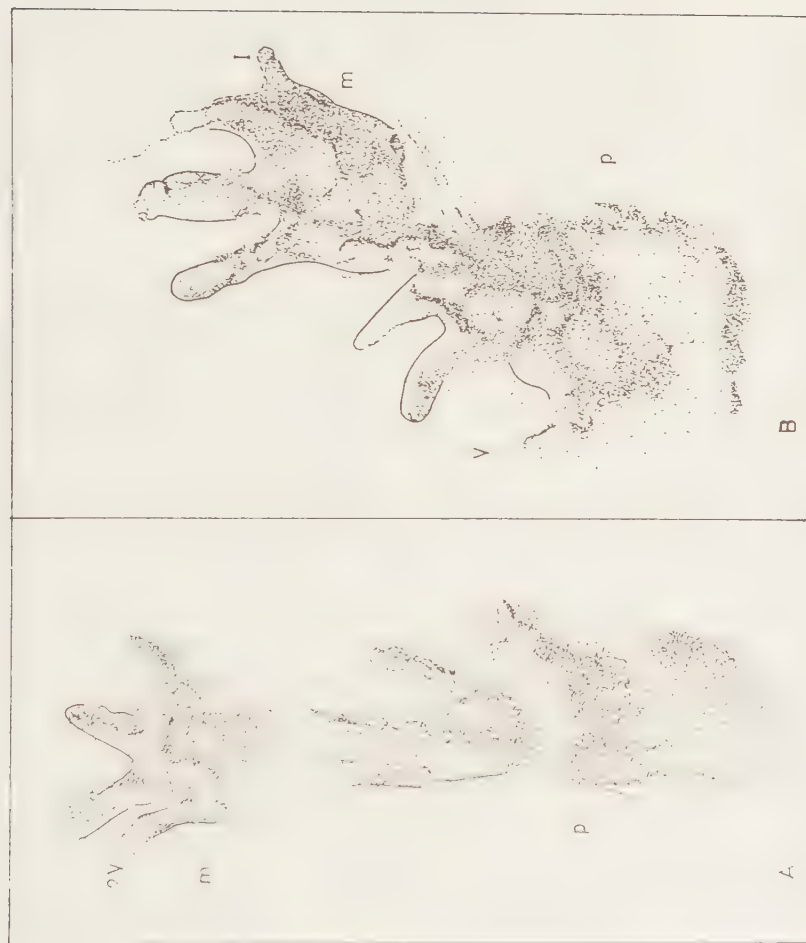


Abb. 124: Verschiedene Über-
lieferungsvarianten von Folli-
ipes absceius: A) LEF 148, ca.
x 2,6; B) JEC-F7-1, ca. x 2,4.

Gesamtmorphologie dermaßen verfremdet, daß quasi ein anderer Fährtentyp vorzuliegen scheint. Auslösender Faktor für die genannten morphologischen Varianten ist in erster Linie die Beschaffenheit des Substrates. Bei weichem Untergrund gelangt die Sohle in mehr oder weniger starkem Umfang zum Abdruck, die Zehen stehen wesentlich enger zusammen und die inneren Zehen können durch Schleifspuren verlängert erscheinen. Auf festerem Untergrund kommt die Fußsohle nur begrenzt zum Abdruck (Abb. 123 A) und die Zehen sind stärker gespreizt.

Die Handeindrücke zeigen ganz ähnliche morphologische Varianten, nur sind bei ihnen die Handsohlen allgemein nicht so stark nach proximal verlängert, sondern mehr von subquadratischer Form. Und nur in wenigen Fällen zeigt sich wie bei den Fußeindrücken eine deutliche Trennung der Sohle von den Zehen (Abb. 121). Einigermaßen variabel ist die Neigung der Handachsen, sie können leicht nach innen, gerade nach vorn oder nach außen gerichtet sein; die Tendenz zum auswärtsgerichteten Umbiegen des IV. Zehes ist in geringerem Maße als bei den Fußeindrücken vorhanden. Bei den Fährtenproportionen erscheinen Schwankungen in den Beziehungen von Pace und Gangbreite der Vorderextremitäten zu den Hinterextremitäten von besonderer Bedeutung. Charakteristisch für Foliipes abscisus-Fährten mag eine generelle Angleichung dieser Werte sein, was für ungefähr gleich lange Hinter- und Vorderextremitäten spricht, daneben treten aber Abweichungen von diesem Grundschema auf, die nur noch lokomotorisch erklärbar sind. Das soll mit anderen Worten bedeuten, daß die Vorderextremität stärker aktiv an dem Lokomotionsablauf beteiligt ist, wobei ihr Pace und ihre Gangbreite oft den Pace und die Gangbreite der Hinterextremität übertreffen. Die Stride:scheinbare Rumpflängen-Verhältnisse sind auffallend klein, ihre Extremwerte liegen bei 0,9 bzw. 1,4, die meisten liegen jedoch zwischen 1,0:1 und 1,3:1. (Im rezenten Bereich treten solche Verhältnisse auch bei relativ long coupled Lacertiliern auf.)

Belastungsverhältnisse (Abb. 125):

In Abbildung 125 B ist eine Querschnittfolge von proximal (a) nach distal (e) durch einen Foliipes abscisus-Fußeindruck dargestellt. Der proximalste Querschnitt (a) zeigt äußerst geringes Eindrucksgefälle und damit Belastungsgefälle von lateral nach medial, erst weiter distal (b) verstärkt sich dies etwas, man kann

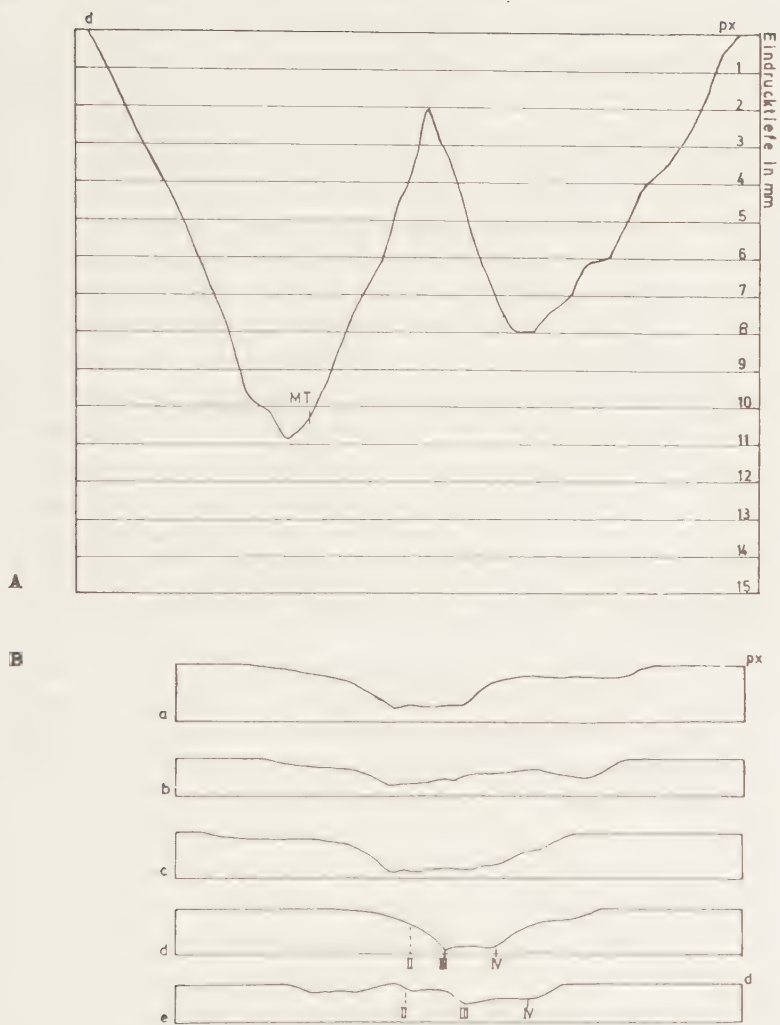


Abb. 125:

Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von Foliipes abscisus:
 A) Längsschnitt, B) Querschnitte. px=proximal, d=distal, MT
 = Ende des Metatarsalabschnittes; die römischen Ziffern in B
 kennzeichnen die Positionen der Zehen, a-e = Querschnitte von
 proximal nach distal aufeinanderfolgend.

die Belastung aber generell immer noch als ausgeglichen bezeichnen. An der Basis der Zehen (c) zeigt sich eindeutig, daß die Belastung proximal von Zeh III am größten ist, was sich anschließend auch auf die proximalen und distalen Zehenabschnitte in gleicher Weise verlagert (d, e). Ein äußerst charakteristisches Bild zeigt der Längsschnitt (Abb. 125 A): Der proximale Tarsusabschnitt ist tief eingedrückt, auf ihn folgt eine Zone extremer Druckentlastung, wobei ihr Scheitelpunkt morphologisch der Trennfurche zwischen Sohle und Zehen entspricht; zum Ende des Metatarsalabschnittes hin wächst die Belastung kontinuierlich an und erreicht ein Maximum an der Basis von Zeh III, um dann zu der Zehenspitze hin rapide kleiner zu werden. Belastungsverhältnisse dieser Art setzen einen Fußbau voraus, der den Druck einmal auf den mittleren Abschnitt konzentrieren kann, zum anderen aber einen extremen Bewegungsplan etwa zwischen Metatarsalia und Tarsalia aufweist. Ein Fußbau mit distinkten proximalen Elementen scheidet aus, da bei ihm Innendruck auftritt, ebenfalls kommen Pelycosaurier-Tarsi wegen ihres cruro-tarsalen Charakters nicht in Frage. Unter den Cotylosauria kommt aus morphologischen Erwägungen und wegen der zu erwartenden spezifischen Druckverteilung in erster Linie ein Fußbau in Betracht, wie ihn Procolophon (Abb. 127 E) besitzt. Hier kann nach der Form von Astragulus und Calcaneus sowie ihrer Artikulation miteinander und mit Tibia und Fibula einerseits, den Tarsalia andererseits erwartet werden, daß der Hauptbelastungsdruck auf die mittleren Metatarsalia II bis IV gerichtet wird, während die äußeren Metatarsalia I und V nur schwache Belastung erfahren. Beim Abrollen des Fußes nehmen die längsten Metatarsalia III und IV den Druck auf und geben ihn an die Unterlage weiter, was zweifellos zu der größten Eindringtiefe am distalen Ende dieser Metatarsalia führt. Weiterhin ist es unwahrscheinlich, daß die im Verhältnis zu den Metatarsalia kurzen freien Phalangen selbst größeren Druck an das Substrat vermitteln können, die Eindringtiefe mag sich also zu den Zehenspitzen hin eher verflachen. Die basale Anordnung der Metatarsalia und die geringe Größe der Tarsalia lassen Bewegungen in diesem Bereich möglich erscheinen, auch lokalisiert SCHAEFFER (1941) den Bewegungsplan in dieser primitiven Position anstatt cruro-tarsal, wo seiner Meinung nach nur begrenzte Bewegungen stattfinden konnten. Insgesamt gesehen, dürfte Procolophon ganz ähnliche Fußabdrücke hinterlassen haben,

wie sie in Foliipes abscisus-Fährten überliefert sind (vgl. Abb. 127 B, D).

Schwanzschleifspuren: nicht überliefert

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung:

Bei den Erzeugern von Filiipes abscisus-Fährten handelt es sich um Tiere mit kurzen Rumpflängen und im Verhältnis dazu langen Extremitäten, der coupling value bewegt sich zwischen 0,5 und 0,8, also im very short bis short coupling-Bereich. Die Vorderextremitäten können in einzelnen Fällen kürzer, gleich lang oder länger als die Hinterextremitäten sein. Die Werte für die einzelnen Extremitätenabschnitte sind:

Femurlängen: 10,4 - 18,5 mm

Humeruslängen: 8,9 - 19,0 mm

Tib/Fib-Längen: 6,0 - 20,5 mm

Rad/Ulna-Längen: 7,3 - 22,4 mm

Basierend auf der Fährte K 28 wurde eine Rekonstruktion versucht mit folgenden Daten:

Scheinbare Rumpflänge:	51 mm	coupling value = 0,56
Femurlänge:	13,8 mm	Unter-/Oberschenkel = 0,59
Humeruslänge:	13,8 mm	Unter-/Oberarm = 0,95
Tib/Fib-Länge:	8,2 mm	Humerus-/scheinb.Rumpflänge = 0,27
Rad/Ulna-Länge:	13,2 mm	
Fußlänge:	23,0 mm	
Handlänge:	18,0 mm	

Die Rekonstruktion liefert ein schlankes Tier mit etwa 17 mm Becken- bzw. Schultergürtelbreite. Die hohe Gangbreite dieser Fährte steht in keinem Verhältnis zu den errechneten Femurlängen und kann nur unter äußerst intensiven lateralen Körperundulationen und sehr schräg nach außen gestelltem Unterschenkel zustande kommen. Wahrscheinlich besteht ein causaler Zusammenhang zwischen den starken lateralen Körperundulationen und der Tendenz zur Auswärtsorientierung der Fußachsen, die oft zu verzeichnen ist. Vorder- und Hinterextremitäten sind bei dieser Rekonstruktion gleich lang, jedoch ist der Unterarmabschnitt erheblich länger als der Unterschenkel, hierdurch wird die Längendifferenz, die sich durch den

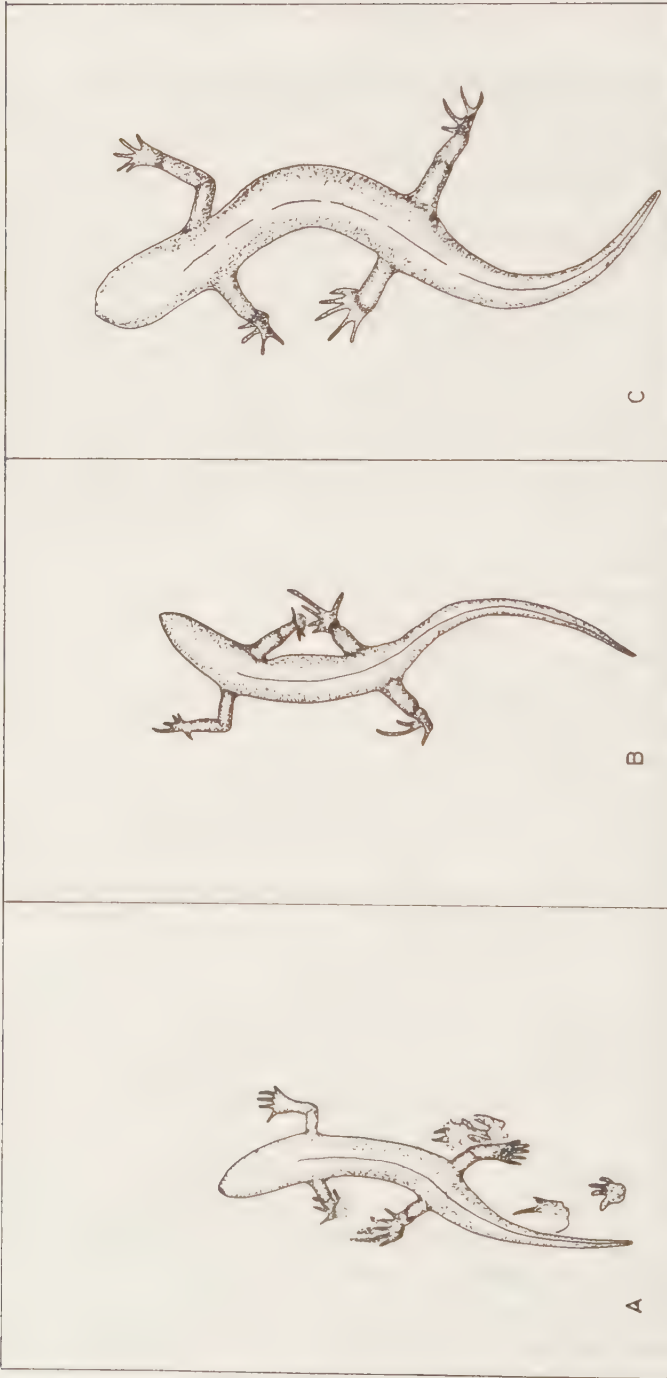


Abb. 126:

Hypothetische Rekonstruktionen der Körperproportionen der möglichen Fährtenrzeuger von A) Jacoblichnus caudifer, Interpretationsmöglichkeit 1, basierend auf den Daten der Fährte Kir-F1-II, ca. x 0,70; B) Dromopus lacertoides, basierend auf den Daten der Fährte LOH 5 (juveniles Tier), ca. x 0,70; C) Follipes abscoisus, basierend auf den Daten der Fährte K 28, ca. x 0,70.

deutlich längeren Fuß ergibt, wieder ausgeglichen. Die unregelmäßige Anordnung der Einzelfahrten in K 28 setzt der Deutung des Lokomotionsmodus einige Schwierigkeiten entgegen, am wahrscheinlichsten ist, daß sich das Tier etwas ruckartig und mit sehr verschiedenen großen Schritten "breitbeinig" fortbewegte. Prinzipiell könnte dies der Gangart moderner Lacertilier entsprechen, die sich ja auch relativ ruckartig fortbewegen und ebenfalls recht hohe Gangbreiten liefern.

Nach den Proportionen der Vorderextremitäten zu urteilen, gehört dieser Fährtenerezeuger in die Gruppe der aktiven Tiere. Allerdings scheint die "Bewegungsfreiheit" der Hinterextremität etwas eingeschränkt zu sein, so daß einfach keine großen Stride-Werte erzielt werden können. Ursache dafür könnte eine permanente Beugung im Kniegelenk sein, die dem Tier nicht erlaubte, weit nach vorne auszugreifen. Dies besagt jedoch nicht, daß die Fortbewegung langsam gewesen sein muß, es können durchaus - und die intensive laterale Körperundulation mag ein Hinweis darauf sein - ruckartige, schnell aufeinanderfolgende Einzelbewegungen ausgeführt worden sein, etwa in der Art und Weise moderner Lacertilier. Nach dem lacertoiden Gesamteindruck der Fährte neige ich eher zu dieser Deutung und bescheinige dem Fährtenerezeuger ein erhebliches Maß an Aktivität.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Wie bei der Besprechung der Belastungsverhältnisse dargelegt wurde, konnte ein Fußbau von der Procolophon-Art durchaus derartige Eindrücke erzeugen. Morphologische Ähnlichkeiten müssen basierend auf der Abbildung bei ROMER (1956) unbedingt bescheinigt werden. Da wären in erster Linie die relativ geringen Längenunterschiede in den freien Phalangen der Zehen III und IV, der noch relativ lange und zurückliegende Zeh V, der kurze I. Zeh und nicht zuletzt die Gruppierung der ersten drei Zehen überhaupt, die ein ausgesprochen lacertoides Merkmal darstellt. In Abbildung 127 B, D werden rein nach dem Fußskelett und nach den möglichen Belastungsverhältnissen konstruierte hypothetische Fußabdrücke von Procolophon vorgestellt und mit Foliipes abscisus verglichen. Die Ähnlichkeit ist durchaus groß, sowohl in plantigrader als auch in mehr digitigrader Erhaltung. Unterschiede ergeben sich naturgemäß in der verschiedenen auswärtsgerichteten Biegung der Zehen.

Hierbei muß berücksichtigt werden, daß die Fußbeindrücke ja die Kinetik "lebender" Tiere darstellen, wie sie aus Skeletten nicht ohne weiteres ersichtlich wird. Die Handeindrücke von Foliipes abscisus sind eindeutig fünfzehig und stimmen ebenfalls recht gut mit der Skelettmorphologie überein. Die Proportionen der Procolophonomorpha scheinen nach der Abbildung von Nictyphrurus (EFREMOV 1941), einem Vertreter der Procolophonomorpha aus dem höheren Oberperm Rußlands, ganz ähnlich zu sein wie die des rekonstruierten Fährteners, vor allem hinsichtlich der Verhältnisse von coupling value (etwa 0,8 = oberer Dimensionsbereich von F. abscisus) und dem Verhältnis der epipodialen:propodialen Extremitätenabschnitten (Hinterextremität = 0,46, Vorderextremität = 0,78). Außerdem sind Hinter- und Vorderextremitäten etwa gleich lang. Nictyphrurus selbst kommt aus morphologischen (und wohl auch) stratigraphischen Erwägungen nicht in Betracht, aber seine engsten Verwandten dürften ähnlich proportioniert sein. Einen weiteren Hinweis auf die mögliche Fährtenzeugung durch Procolophonomorpha liefert die oben genannte mögliche permanente Beugung im Kniegelenk. Nach SCHAEFFER zeigt die distale Artikulationsstelle des Femur nach unten, so daß durchaus die Möglichkeit der permanenten Kniebeugung besteht.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Als Erzeuger von Foliipes abscisus-Fährten kommen m.E. mögliche unterpermische Vorläufer der Procolophonomorpha in erster Linie in Erwägung.



Abb. 127:

Gegenüberstellung von Foliipes abscisus-Fußbeindrücken des saar-pfälzischen Rotliegenden (A, C) mit einer Procolophon-Hinterextremität (E, nach ROMER 1956). B) und D) hypothetische Rekonstruktion von Fußbeindrücken entsprechend dem Procolophon-Fußskelett, B) in semiplantigrader, D) in plantigrader Fußhaltung.

Tabelle 21		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Name von: Colling		LSCH 630	LET 427	LSCH 375	LET 148	LSCH 350	LET 158	LSCH 673	LET 149	LET 239	LSCH 293
Material:											
Stride	in mm	96,50	87,00	76,00	82,00	93,00	99,02	91,00	78,50	86,50	82,50
Pace Fuß	in mm	77,50	74,00	70,00	70,00	70,00	69,83	65,33	63,00	61,00	59,25
Abstand Hand-Hand	in mm	83,00	74,50	--	66,50	66,50	67,75	62,00	--	55,66	70,16
Fuß	in mm	21,00	31,00	27,00	29,00	31,00	31,08	27,00	27,83	24,00	25,16
Gangbreite Hand	in mm	60,50	59,00	51,00	57,00	47,50	48,06	49,00	48,00	43,00	42,50
Pumplings	in mm	69,75	62,00	--	54,75	46,00	44,50	42,75	--	36,33	54,16
		(101,25)	(76,75)	(65,00)	67,00	80,00	71,00	75,00	(67,00)	67,00	81,00
Schrittwinkel	in Grad	74,50	74,50	70,75	71,50	87,00	91,00	83,50	74,00	89,00	89,00
Hand		65,00	66,00	--	74,00	92,00	99,00	95,00	--	100,00	76,50
Zoh III zur Fuß	in Gra	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Mittellinie Hand		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Länge		--	(27,00)	--	(37,00)	--	--	--	(29,00)	--	(40,00)
Breite	in mm	--	(18,00)	--	--	--	--	--	--	--	(20,00)
Länge		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Hand	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Breite		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Fuß Zoh I		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
II		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
IV		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
V		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Hand Zoh		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
I		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
II		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
IV		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
V		--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Stride: Fußlänge		--	(2,84:1)	--	(2,20:1)	--	--	--	(2,70:1)	--	(2,65:1)
Stride: Pumpflänge		(6,29:1)	(1,12:1)	(1,1:1)	(1,22:1)	(1,16:1)	(1,40:1)	(1,21:1)	(1,47:1)	(1,28:1)	(1,01:1)

11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
111 196	K 28	LIT 281	LH 224	LET 285	LET 222	LSCH 509	LET 274	LSCH 655	LSCH 374	LH 547	TMS-F2-1	KAP 4
77,50	58,50	65,00	76,00	67,00	61,75	67,00	67,66	58,00	51,50	49,50	47,50	43,50
57,50	56,00	55,50	55,40	55,00	53,10	50,50	48,50	47,71	48,50	45,75	44,00	37,00
57,00	50,92	49,75	51,20	55,62	49,40	54,66	47,75	52,20	47,75	35,50	37,00	31,83
30,16	23,62	15,16	23,00	31,62	18,33	19,66	23,60	25,75	18,53	17,66	22,50	27,50
43,16	55,16	70,25	41,50	44,00	41,10	40,75	39,50	37,00	38,75	38,00	35,00	29,62
40,50	44,10	3,00	38,33	44,62	35,60	45,16	34,25	38,93	39,25	27,25	26,33	26,33
69,00	51,00	53,00	62,00	65,75	53,62	51,00	57,00	54,00	42,00	45,00	46,75	48,00
82,50	54,11	81,00	85,50	74,00	75,12	82,00	88,66	71,28	67,00	66,00	66,25	71,33
87,00	56,13	90,00	94,33	70,33	84,50	73,00	89,00	66,00	69,00	66,00	87,25	68,00
--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
--	(29,00)	(17,00)	--	(23,50)	(23,50)	(25,00)	--	--	--	--	15,00	(15,00)
--	--	--	--	--	--	18,50	--	--	--	--	--	(13,00)
--	--	--	--	--	--	19,50	--	--	--	--	--	--
--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
--	--	--	--	--	--	4,00	--	--	--	--	--	--
--	--	--	--	--	--	6,00	--	--	--	--	--	5,00
--	--	--	--	--	--	8,00	--	--	--	--	--	6,00
--	--	--	--	--	--	8,50	--	--	--	--	--	5,00
--	--	--	--	--	--	6,00	--	--	--	--	--	--
1,12:1	(2,01:1)	(3,42:1)	--	(2,85:1)	(2,82:1)	(2,68:1)	--	--	--	--	3,16:1	(2,90:1)
	1,04:1	1,22:1	1,22:1	1,01:1	1,45:1	1,50:1	1,18:1	1,07:1	1,22:1	1,15:1	1,01:1	0,90:1

3.3.10. Jacobiichnus caudifer (FRITSCH 1895); (Abb. 122 A; 126 A; 129-130; Tab. 22):

- 1895 Saurichnites caudifer. - FRITSCH, Über neue Wirbeltiere aus der Permformation Böhmens nebst einer Übersicht der aus derselben bekannt gewordenen Arten: S. 6.
- 1899 Saurichnites caudifer. - FRITSCH, Die Fauna der Gaskohle und Kalksandsteine der Permformation Böhmens: S. 96, Fig. 394 (8).
- 1971a Foliipes caudifer. - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium: S. 29.
- 1971b ?Foliipes caudifer. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfahrten aus dem Permosiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes: S. 25.
- 1975 Jacobiichnus (Saurichnites) caudifer n. gen. - HAUBOLD, Die biostratigraphische Untergliederung des Autun im mittleren Thüringer Wald: S. 38, Taf. XVI (1, 2).

Holotypus: FRITSCH bildete 1899 einen nach HAUBOLD (1975, S. 38) untypischen Gipsabdruck ab, zu dem kein Original mehr vorliegen soll. Zur nomenklatorischen Klärung der Form wählte HAUBOLD 1975 aus dem Thüringer Material einen neuen Generotypus = Museum der Natur Gotha ?JF 3 (Inv. 2364).

Locus typicus: Steinbruch im Kesselgraben bei Friedrichroda, Thüringer Wald, DDR.

Stratum typicum: Obere Goldlauterer Schichten, Autun, Unt. Perm.

Material: Sob-Ja-1, Sob-Ja-2, Sob-Ja-3, Sob (große Platte), Lsch 299, Kir-F1- II, Kir-F1- III, Kir-F8-Ja-1, Ims-F2-1, SSCH-Ja-1, LH 670, LH 222, LH 676, LH 682, LET 139, Kir-F1-IV.

Räumliche und zeitliche Verbreitung:

Saar-Nahe-Gebiet, oberer Abschnitt Lauterecken Schichten (Ob. Kusel Gruppe) bis unterer Abschnitt Wadern Schichten (Nahe Gruppe).

Beschreibung:

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 122 A; 128 B, C):

Quadrupede Fahrten sehr kleiner Tiere mit schwach alternierender bis ?sekundär wechselseitiger Anordnung der Einzelfahrten. Die Handeindrücke liegen wechselnd dicht vor den Fußeindrücken, randlich ?primäres (möglicherweise auch sekundäres) Übertreten ist möglich und wird vor allem bei alternierend angeordneten Fahrten

Abb. 128:

Jacobblüchius gaudifer: A) isolierter Handeindruck, Sob, große Platte, ca. $\times 2,4$; B) Fährte einer sehr kleinen Form, Sob-Ja-2, ca. $\times 1,1$; C) Ausschnitt aus einer Fährte, Sob-Ja-1, ca. $\times 2,6$. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).



beobachtet. Die Interpretation des coupling value anhand der Fährten ist sehr schwierig. Mit großen Vorbehalten läßt sich sagen, daß die fährtenerzeugenden Tiere einen coupling value um 0,8 bis 0,9 (eventuell aber auch einen etwa doppelt so großen) besessen haben. Für diesen coupling-value-Bereich (0,8-0,9) sind alternierend angeordnete Fährten noch der Normalfall, auf schwierigem Untergrund kommt es aber oft zu einer sekundär wechselseitigen Anordnung.

Die Gangbreiten der Vorderextremitäten kommen häufig nahe an die der Hinterextremitäten heran, gelegentlich können sie diese sogar übertreffen. Dementsprechend unterscheiden sich die Schrittwinkel der beiden Extremitätenpaare oft nur geringfügig, im Durchschnitt sind jedoch die Schrittwinkel der Vorderextremitäten (74 bis 134 Grad) etwas größer als die der Hinterextremitäten (66 bis 117 Grad).

Das Verhältnis von Stride/scheinbare Rumpflänge wird scheinbar nicht größer als 1,5.

Sowohl die Fuß- als auch die Handeindrücke sind meist mehr oder weniger parallel zur Fortbewegungsrichtung ausgerichtet. Die größte scheinbare Rumpflänge ist nur wenig größer als 40 mm. Es sind sehr undeutliche Anzeichen von Schwanzschleifspuren vorhanden. Diese können sinus-förmig gebogen oder gerade verlaufen.

Morphologie der Fußindrücke (Abb. 122 A; 129):

Die fünfzehigen Fußindrücke zeigen plantigrade bis semiplantigrade Tendenzen. Die Fußindrücke sind meist mehr oder weniger vollständig abgebildet. Unter günstigen Umständen sind die Zehen I bis IV relativ vollständig zu erkennen und Zeh V wenigstens andeutungsweise. Gelegentlich hat es den Anschein, als ob sich die Zehen I, II und III nur wenig in ihrer Länge voneinander unterscheiden und deutlich von Zeh IV an Länge übertroffen werden. Da aber alle Zehen häufig nur mit ihren proximalen Abschnitten abgebildet oder aber durch Gleitspuren verlängert sind, was besonders auf die Zehen I, II und III zutrifft, können die wahren Längenverhältnisse nicht mit Sicherheit rekonstruiert werden. Die Zehenspreizung ist minimal, alle fünf Zehen sind einander nahezu parallel orientiert. Es sind keine Anzeichen vorhanden, die auf eine Bewehrung der Zehen mit Klauen oder Krallen schließen lassen könnten.

Bei vollständiger Erhaltung zeigt die Fußsohle subquadratischen Umriß, wobei sie proximal breit gerundet, aber mehr oder weniger undeutlich begrenzt ist. Die Fußsohle kann in der Negativerhaltung durch eine deutliche Furche von den Zehen getrennt sein. Es zeichnen sich weder Sohlen- noch Phalangenpolster deutlich ab. Die größten Fußlängen scheinen bei 17,5 mm zu liegen. Die Fußbeindrücke sind relativ breit, aber bei vollständiger Erhaltung wird die Breite deutlich von der Länge übertroffen.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 128 A, 129 B, D):

Die Handeindrücke sind fünfzehig, weisen auf plantigrade Handhaltung hin. Selten sind alle fünf Zehen vollständig eingedrückt. Die Zehen I und II können relativ kurz sein, wobei aber Zeh II den innersten Zeh I deutlich an Länge übertrifft. Die Zehen III und IV sind deutlich länger als die beiden inneren und Zeh IV scheint Zeh III geringfügig an Länge zu übertreffen. Die Zehenspreizung ist relativ gering: die inneren Zehen können einander parallel orientiert sein, wobei die Zehen III und IV mit ihren distaleren Abschnitten nach außen umbiegen können. Die äußeren Zehen I und V divergieren gelegentlich recht stark (90 bis 110 Grad). Die Zehen enden stumpf, ohne Anzeichen einer Bewehrung mit Klauen oder Krallen.

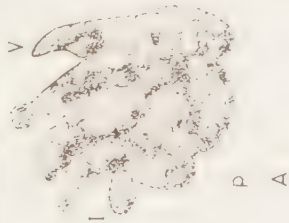
Die Handsohle zeigt oft nahezu dreieckigen Umriß, bei vollständiger Erhaltung dürfte sie jedoch eher von subquadratischer Gestalt sein. Offensichtlich wird der zentrale Handbereich stärker belastet, was zum morphologischen Ausfall der lateralen Sohlenbereiche und zu dessen relativ scharfer Begrenzung gegenüber dem umgebenden Sediment führt. Die Handsohle ist gelegentlich stärker als die Fußsohle von den Zehen abgesetzt und kann in der Negativerhaltung "kugelig aufgebläht" sein. Bei Abbildung 129 D zeichnet sich eventuell proximal von Zeh III ein kräftiges Sohlenpolster ab. Die Handlängen scheinen um etwa 3 mm kürzer zu sein als die Fußlängen.

Variationsbreite:

Das geringe Körpergewicht der erzeugenden Tiere wirft für eine hinreichend gute morphologische Überlieferung Probleme auf, wie sie sich auch bei den Rezentversuchen stellten. Entweder ist das Sediment zu weich oder zu fest, was entweder zu sehr tiefen oder sehr flachen Eindrücken führt. Dementsprechend liegen auch im fossilen

Abb. 129:

Verschiedene Überlieferungsvarianten von Jacobblchnus caudifer: A) SSeh-Ja-1, ca. x 2,65; B) Lsch 299, ca. x 2,5; C) Kir-F1-III, ca. x 2,6; D) Kir-F8-Ja-1, ca. x 2,7; E) Ins-F2-1, ca. x 2,6. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).



Bereich die morphologischen Überlieferungsvarianten beinahe ausschließlich bei diesen Extremfällen.

1. Abbildung 128 C: Extrem tiefe Eindrücke, die kaum noch morphologische Einzelheiten erkennen lassen. Die Zehen sind meist nur mit ihrer Basis bzw. ihren proximalsten Abschnitten eingedrückt, die Fußsohle ist proximal breit gerundet, während die Handsohle proximal mehr oder weniger deutlich spitz zulaufen kann.
2. Abbildungen 129 A, B, C, D, E: Relativ tiefe Eindrücke. Fuß- und Handeindrücke entweder mit mehr oder weniger quadratischer, undeutlich begrenzter Sohle und breiten, plumpen Zehen (Abb. 129 A, D) oder mit annähernd querovaler, ebenfalls undeutlich begrenzter Sohle und kurzen, gratartig hervortretenden (im Negativ), teilweise zugespitzten Zehen (Abb. 129 C). In dieser Erhaltung wird im Gegensatz zur vorhergehenden eine beginnende Trennung von Sohle und Zehen beobachtet. Bei den Handeindrücken liegen die Verhältnisse ganz ähnlich mit der Ausnahme, daß die Sohle mehr oder weniger dreieckig ausgebildet und die Trennung von Sohle und Zehen schärfer sein kann (Abb. 129 B).
3. Abbildungen 122 A; 128 A, B: Relativ flache Eindrücke. Fuß- und Handeindrücke nur mehr oder weniger vollständig. Bei den Fuß- und Handeindrücken können die proximalen Sohlenabschnitte nicht eingedrückt sein, so daß der Eindruck proximal gerade begrenzt ist (Abbildung 122 A partim). Im Falle der Abbildung 122 A sind die Zehen durch Gleitspuren sehr stark verlängert, was auf schlüpfrigen und eventuell in Laufrichtung ansteigenden Untergrund hinweist. Die Handeindrücke werden bei weniger weichem Untergrund in der Regel sehr unvollständig überliefert und wirken dadurch unverhältnismäßig klein (Abb. 122 A; 128 B). Auch bei ihnen können die Zehen durch Gleitspuren verlängert und nach außen umgebogen sein.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Tief eingedrückte Jacobiichnus-Fährten sind in ihrem Erscheinungsbild eher plump zu nennen, während flache Hand- und Fuß- und Handeindrücke - speziell solche mit durch Gleitspuren verlängerten Zehen - sehr "graziös" wirken können, wodurch eine Verwechslungsgefahr mit Microsaurier-Fährten entsteht.

Die scheinbaren Rumpflängen liegen bei der Mehrzahl der hier behan-

delten Fährten zwischen 30 und 36 mm, die größte scheinbare Rumpflänge beträgt rund 41 mm. Der Stride schwankt zwischen 32 und 50 mm, der Pace der Hinterextremitäten liegt zwischen 27 und 36 mm, der der Vorderextremitäten zwischen knapp 26 und 33,5 mm. Der Abstand zwischen Hand- und Fußbeindrücken kann relativ groß sein, insgesamt liegt er zwischen 7,6 und 18,5 mm. Die Gangbreiten der Hinterextremitäten schwanken zwischen 16,5 und 27,6 mm, die der Vorderextremitäten zwischen 11,8 und 23,7 mm.

Die Schrittwinkel der Hinterextremitäten reichen von 66,6 bis 117,7 Grad und die der Vorderextremitäten von 74 bis 134 Grad.

Belastungsverhältnisse:

Die Querschnitte durch einen Fußbeindruck (Abbildung 130-1 B) zeigen im proximalsten Tarsus-Abschnitt eine etwas stärkere Belastung der Innenseite (a). Etwas weiter distal dagegen ist der postaxiale Fußabschnitt deutlich tiefer eingedrückt (b). Ein in Höhe der Zehenbasen geführter Querschnitt (c) zeigt eine etwa gleich starke Belastung des inneren und zentralen Fußbereiches, während der laterale Bereich schwächer belastet, aber immer noch deutlich eingedrückt ist. Obgleich ausgeprägte Tendenzen zu Innendruck bestehen, zeigt jedoch gerade der Querschnitt (b), daß auch die lateralen Fußabschnitte in stärkerem Maße belastet werden können, was in etwa auf einen primitiv gebauten Reptilien-Tarsus hindeuten kann.

Der Längsschnitt I durch einen Fußbeindruck (Abbildung 130-1 A) zeigt eine starke und kontinuierliche Zunahme der Eindringtiefe bis zum proximalen Zehenabschnitt. Die distaleren Zehenabschnitte bleiben weitgehend unbelastet. Im Gegensatz dazu zeigt der Längsschnitt II zwar auch eine kontinuierliche Zunahme bis zum Ende des Metatarsus-Abschnittes, aber mit Ausnahme der proximalen Zehenabschnitte werden die Zehen ebenfalls stark belastet. Der Kurvenverlauf ohne größere Differenzierungen ist typisch für sehr weiches Sediment. Aber auch bei weniger starken Eindrücken zeichnet sich im Tarsus-Metatarsus-Bereich keine Modifizierung des Kurvenverlaufes ab, so daß eventuell von einem relativ starren Tarsus-Metatarsus gesprochen werden kann. Die funktionelle Fußgelenkung kann zwischen Metatarsus und Phalangen gelegen haben, was auch die oft zu beobachtende Trennung von Sohle und Zehen erklären wurde. Auch zwischen den Phalanges scheint ein größeres Maß an Beweglich-

Abb. 130-1:
Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von Jacobschneus caudifer, A) Längsschnitte, B) Querschnitte.

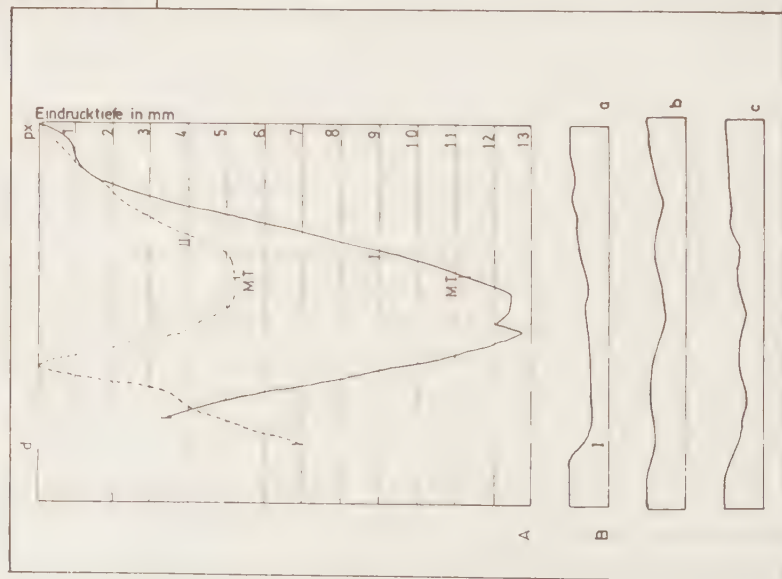
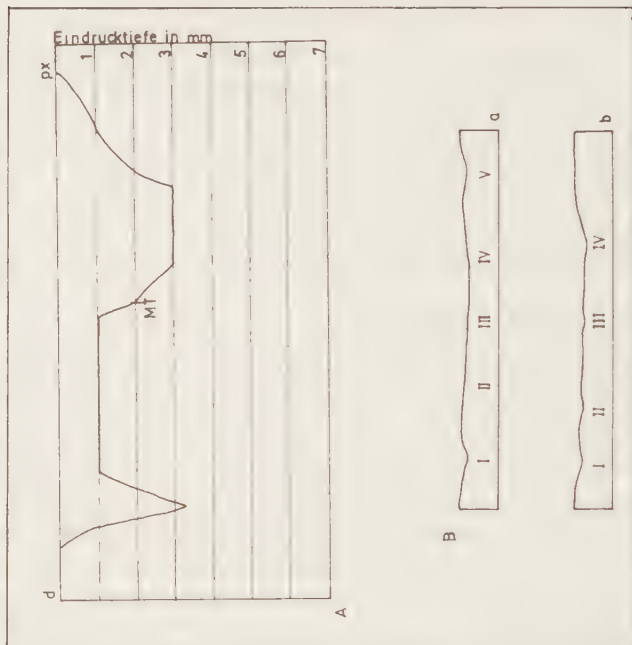


Abb. 130-2:
Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von Dinetropus leisenianus, A) Längsschnitt, B) Querschnitt. px=proximal, d=distal, MT=Ende des Metatarsalabschnittes, die römischen Ziffern in B geben die Zehenpositionen an, a-c = Querschnitte von proximal nach distal aufeinanderfolgend.



keit geherrscht zu haben, wie auch die oft stark eingedrückte, aber proximal nur undeutlich begrenzte Sohle eine gewisse Bewegungsmöglichkeit zwischen Unterschenkel und Tarsus andeuten kann.

Insgesamt gesehen, können diese Belastungsverhältnisse durchaus mit einem primitiv gebauten Reptilien-Fuß in Übereinstimmung gebracht werden.

Bei den Handeindrücken scheinen die Belastungsverhältnisse recht ähnlich zu sein.

Schwanzschleifspur:

Es sind Anzeichen vorhanden, die auf eine sinus-förmig gebogen oder gerade verlaufende Schwanzschleifspur hinweisen, jedoch erlaubt die sehr schlechte Erhaltung keine weitergehende Untersuchung.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (126 A; 131 A):

Die hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen muß unter zweierlei Aspekten vorgenommen werden. Zum einen lassen sich aus den Fahrten coupling values zwischen 0,65 und 0,87 berechnen, zum anderen deuten jedoch gerade die Fahrten der Abbildungen 122 A; 128 B, C darauf hin, daß der coupling value das Doppelte dieser Werte betragen kann. Es kann sich also bei den Fahrtenenerzeugern entweder um Tiere mit relativ kurzen oder sehr langen, scheinbaren Rumpflängen im Verhältnis zu den Extremitätenlängen gehandelt haben. Auf jeden Fall lassen sich aber für die einzelnen Extremitätenabschnitte folgende Längen berechnen:

Femurlängen: 6,65-8,19 mm
Tib./Fib.-Längen: 5,09-7,26 mm
Humeruslängen: 5,97-7,61 mm
Rad./Ulna-Längen: 5,09- ? mm

Die Abbildung 126 A zeigt eine hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen mittels der Fahrte Kir-F1-II, die Daten sind im einzelnen:

Scheinbare Rumpflänge:	35,50 mm	coupling value = 0,80
Femurlänge:	6,65 mm	Unter-/Oberschenkel = 0,76
Tib./Fib.-Länge:	5,09 mm	Unter-/Oberarm = 0,81
Fußlänge:	10,00 mm	
Humeruslänge:	6,88 mm	

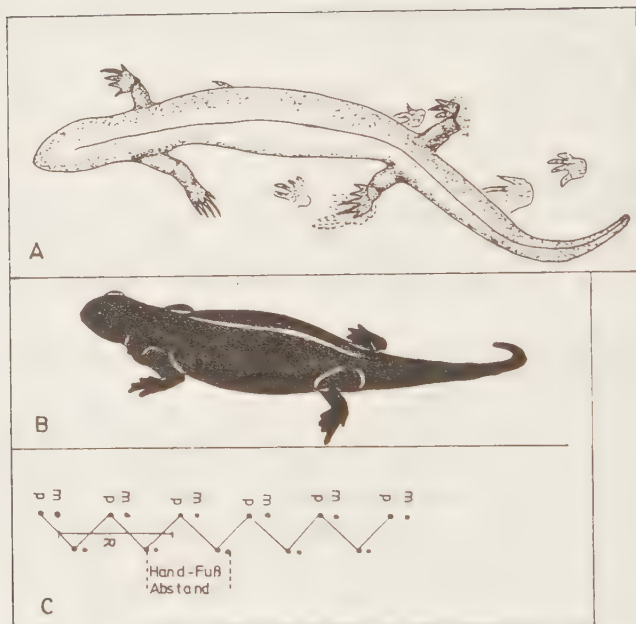


Abb. 131: A) Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen der möglichen Jacobichnus caudifer-Erzeuger (Interpretationsmöglichkeit 2), basierend auf den Daten der Fährte Kir-F1-II; B) Batropetes truncatus, Lebendrekonstruktion (verändert übernommen aus: HAUBOLD & KUHN 1977); C) Fährtenschema, das aus den Skelettmaßen des einzigen aus dem saar-pfälzischen Rotliegenden bekannten Batropetes sp. errechnet ist; es liegt eine sekundär alternierende Anordnung der Einzelfährten vor. p=Fußeindrücke, m=Handeindrücke, R=Rumpflänge.

Rad./Ulna-Länge: 5,61 mm

Handlänge: 10,00 mm

Die angegebenen Werte sind mit einigen Vorbehalten zu betrachten, da die Hand- und Fußlängen nicht eindeutig zu ermitteln sind. Die Rekonstruktion zeigt ein relativ schlankes Tier mit einer Schultergürtel- bzw. Beckengürtelbreite von ca. 11 mm, also ungefähr einer Fußlänge. Die Vorderextremitäten sind geringfügig länger als die Hinterextremitäten. Glenoid und Acetabulum können sich während bestimmter Lokomotionsphasen in einer Höhe von ca. 4,3 und 4,1 mm befunden haben.

Fährten, wie die der Abbildungen 126 A; 128 B, C, lassen eine weitere Interpretationsmöglichkeit zu (Abb. 131 A). Die Extremitätenlängen zeigen dieselben Werte wie oben angeführt, die Rumpflänge verdoppelt sich aber annähernd, so daß der coupling value letzten Endes größer als 1,53 ist. Damit beträgt der Abstand zusammengehöriger Hand- und Fußindrücke in der Abbildung 126 A nahezu 60 mm gegenüber rund 18 mm in der Abbildung 131 A. Das bedeutet, daß in den alternierend angeordneten Fährten der Grad des Übertretens nicht primär sondern sekundär genannt werden muß. Welcher Interpretationsmöglichkeit der Vorzug zu geben ist, mag dahingestellt bleiben. Fest steht jedoch, daß für die Interpretationsmöglichkeit 2 ein möglicher Fährtenerzeuger im Rotliegenden des Saar-Nahe-Gebietes osteologisch belegt ist.

Die Beurteilung der Aktivität muß sich notwendigerweise am coupling value orientieren. Bei einem coupling value von 0,80 und einem Verhältnis Unterschenkel/Oberschenkel von 0,76 sowie 0,81 für Unterarm/Oberarm könnte der mögliche Fährtenerzeuger unter den fossilen Reptilien etwa eine ähnliche Stellung eingenommen haben wie Lacerta agilis unter den Lacertiliern der Rezentversuche. Bei einem coupling value von über 1,5 müssen aber weitere, entscheidende Abstriche von der Behendigkeit und Schnelligkeit des möglichen Fährtenerzeugers gemacht werden. Es dürfte ihm wohl relativ schwer gefallen sein, sich gegenüber short und very short coupled Reptilien zu behaupten.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Nach der Fünfzehigkeit der Hände und der relativ gleichmäßigen Verteilung des Belastungsdruckes in medio-lateraler Erstreckung bei den Füßen muß der Reptilcharakter des Fährtenerzeugers angenommen

werden. Wie schon bei den Belastungsverhältnissen ausgeführt kann der Tarsus verhältnismäßig primitiv strukturiert gewesen sein, was unmittelbar auf Cotylosauria hinweisen würde. Bei der Interpretation des coupling value mit 0,8 können kaum nähere Angaben über den möglichen Fährtenerzeuger gemacht werden. Bei der Interpretation des coupling value mit über 1,5 dagegen muß in erster Linie Batropetes in Betracht gezogen werden. Dieses kleine Reptil wurde erst kürzlich in den Odernheimer Schichten osteologisch belegt (BOY 1976, S. 58). Es handelt sich um ein sehr kleines Tier mit einer ungefähren Rumpflänge von 30 mm und einem geschätzten coupling value von maximal 1,6. Die Verhältnisse Tibia/Femur und Radius/Humerus sind mit ca. 0,6 und 0,5 sehr viel kleiner als die aus der Fährte Kir-F1-II berechneten. Das mag jedoch auch daran liegen, daß bei der Berechnung aus den Fährten die Fuß- und Handlängen mit 10 mm etwas zu klein gewählt wurden. Bei größeren Hand- und Fußlängen verkleinern sich die genannten Verhältnisse entsprechend. Wichtig ist jedoch die offensichtliche Übereinstimmung in den coupling value-Werten. Aus den Skelett-Daten dieses Batropetes sp. des saar-pfälzischen Rotliegenden wurde eine hypothetische Fährte rekonstruiert, deren Schema in Abbildung 131 C dargestellt ist. Die einzelnen Fährtengrößen sind dabei:

Stride: mindestens	19,0 mm
Pace: "	13,0 mm
Hand-Fuß-Abstand: mindestens	19-24,0 mm
Gangbreite:	10,0 mm
Schrittwinkel:	82-90,0 Grad

Die Angaben beziehen sich auf die Hinterextremitäten. Das Schema der Abbildung 131 C zeigt eine ausgesprochen alternierende Anordnung der Einzelfährten, allerdings ist der sehr dicht hinter einem jeden Handeindruck liegende Fußeindruck nicht der räumlich und zeitlich unmittelbar folgende, sondern der jeweils zweitfolgende, so daß also sekundäres Übertreten vorliegt. Bei fossilen Fährten kann dieses sekundäre Übertreten nur dann vermutet werden, wenn die Stridelangen sehr unregelmäßig sind, woraus Fährtenbilder wie die der Abbildungen 122 A, 128 B resultieren.

Zusammenfassend läßt sich sagen: auf jeden Fall dürften die Erzeuger von Jacobiichnus-Fährten unter den Cotylosauria zu suchen sein, was HAUBOLD (1975, S. 38) ebenfalls vermutet. Bei einer Interpre-

Tabelle: 22 Masse von Jacobichnus caudifer		1	2	3	4	5	6	7	8
Material:		Kir-F1-III	LH 676	LH 222	LH 670	LET 139	Kir-F1-IV	Kir-F1-II	LH 682
Stride	in mm	50,50	46,00	48,75	56,87	36,75	45,37	32,66	44,16
Foot	in mm	35,92	35,33	33,83	33,10	31,90	30,80	29,00	29,00
Pace	in mm	33,42	32,83	30,33	30,37	27,50	32,50	30,00	27,25
Abstand Hand-Fuß	in mm	(11,28)	(10,66)	(10,13)	(12,10)	(12,50)	(7,60)	(18,50)	(10,91)
Hand	in mm	24,85	27,66	22,16	16,50	25,50	20,50	23,66	21,75
Gangbreite	in mm	21,84	23,50	17,66	11,87	20,00	23,75	21,50	21,25
Rumpflänge	in mm	(36,00)	(35,00)	(32,50)	(41,25)	(31,50)	(30,25)	(35,50)	(30,00)
Schrittwinkel	in Grad	90,83	75,50	92,25	117,75	70,75	94,00	86,66	87,00
Hand	in Grad	95,75	85,50	97,00	134,00	83,00	86,83	74,00	96,00
Zeh III zur Fuß	in Grad	--	--	--	--	--	--	--	--
Mittellinie	in Grad	--	--	--	--	--	--	--	--
Länge	in mm	(11,30)	--	--	--	--	--	(10,00)	--
Breite	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
Länge	in mm	--	--	--	--	--	--	(10,00)	--
Hand	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
Breite	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
Fuß Zeh I	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
II	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
IV	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
V	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
Hand Zeh	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
I	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
II	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
IV	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
V	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
Stride: Fußlänge		(4,5011)	1,5111	1,4511	1,3711	1,1611	1,4911	(3,2611)	--
Stride: Rumpflänge		1,8011	--	--	--	--	--	0,9211	1,4711

tation des coupling value mit mehr als 1,5 kann der captorhinomorphe Batropetes sp. nicht als Fährtenerezeuger ausgeschlossen werden. In der Abbildung 131 B wurde eine Lebendrekonstruktion von Batropetes truncatus nach CARROLL & GASKILL (aus HAUBOLD & KUHN 1977, S. 33, Abb. 33, verändert) einer Rekonstruktion aus der Fährte Kir-F1-II gegenübergestellt.

3.3.11. Varanopus microdactylus (PABST 1896); (Abb. 80; 120 B; 132-134; Tab.23)

- 1896 a Ichnium microdactylum nov. - PABST, Thierfährten aus dem Oberrhotliegenden von Tambach in Thüringen: S. 642.
- 1897a I. microdactylum (3. Tambacher Fährtentyp). - PABST, dto. II.: S. 709, Fig. 3, Taf. 27 (2).
- 1900 I. microdactylum von Tambach, sc. I. dolichodactylum nov. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rothliegenden "Deutschlands". I.: S. 56, 61.
- 1905b I. dolichodactylum, tambacense - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden Deutschlands III.: S. 373.
- 1908 I. dolichodactylum, tambacense - PABST, Die Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands": S. 70, 154, Fig. 20, Taf. 18 (1, 2).
I. sphaerodactylum, minimum, tambacense nov. - PABST, dto.: S. 157.
- 1954 "Procolophonichnium ? microdactylum - MÜLLER, Zur Ichnologie und Stratonomie des Oberrotliegenden von Tambach (Thüringen): S. 190, Fig. 1, Taf. 16 (1, 2).
- 1962 Procolophonichnium microdactylum - MÜLLER, Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere I.: S. 22, Taf. 5-7.
- 1963 ? Procolophonichnium microdactylum - KUHN, Ichnia Tetrapodorum. - Foss. Catal. I: S. 43.
- 1971 Varanopus microdactylus - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. - Handbuch der Paläoherpetologie: S. 30, Abb. 19 (1).
- 1971b Varanopus microdactylus - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Permosiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes: S. 31, Abb. 7 (2), 17.

1973. V. microdactylus. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas: S. 13, Bilder 26, 27; Tab. 2, Sp. 1 & 2.
- 1974 Varanopus microdactylus - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfährten: S. 75, 80, 89, 93; Abb. 48, links; 56 (4).

Holotypus: GN 1785

Paratypus: JPM P 1322

Locus typicus: Thüringer Wald - DDR, Bromacker bei Tambach

Stratum typicum: Unteres Saxon - Tambacher Sandstein

Material: SOB-GP; SOB-Va-1,2,3,4; SJE-Va-1; JAK-Va-1, WJN-Va-1

Räumliche und zeitliche Verbreitung:

Varanopus microdactylus ist eine sehr seltene, jedoch charakteristische Fährte in höheren Profilabschnitten des saar-pfälzischen Rotliegenden. Der stratigraphisch tiefste Fundnachweis wurde 1965 von BOY im Grenzlagerebereich geführt. In den Waderner Schichten nimmt die zahlenmäßige Häufigkeit offensichtlich etwas zu, so daß immerhin neben Einzelfährten auch längere, wenn gleich schlecht erhaltene Fährten geborgen werden konnten.

Beschreibung:

Fährtenanordnung und Proportionen (ab. 23):

Es handelt sich um quadrupede Fährten mit grundsätzlich primär alternierender Anordnung der Einzelfährten, kurze Stridelängen und eine damit verbundene relative Vergrößerung der Hand-Fußabstände erwecken jedoch den Anschein einer wechselseitigen Anordnung der Hand- und Fußindrücke. Die großen Pace-Werte und die hohen Gangbreiten sind charakteristisch und lassen auf lange Extremitäten schließen. Die Gangbreite der Vorderextremitäten ist geringer als die der Hinterextremitäten. Der Hand-Fußabstand ist direkt abhängig von der Stridelänge: Kurze Stridelängen führen zu relativ großen Abständen, große Stridelängen haben geringere Abstände zur Folge, randlich primäres Übertreten ist durchaus möglich und auch verwirklicht.

Bei den wenigen zur Verfügung stehenden Fährten wurden für die Schrittwinkel der Hinterextremitäten Werte zwischen 68 und 89 Grad gemessen, für die Vorderextremitäten Werte zwischen 84,5 und 102 Grad entsprechend der geringeren Gangbreite.

Die relative Stridelänge schwankt zwischen dem 1,13 und dem 1,5-fachen der scheinbaren Rumpflänge.

Eine verhältnismäßig breite und mehr oder weniger gerade verlaufende Schwanzschleifspur kann vorhanden sein.

Morphologie der Fußindrücke (Abb. 132 A, B, C, E):

Im Verlaufe längerer Fährten sind die Fußindrücke äußerst unvollständig ausgebildet oder überhaupt nicht sichtbar. Günstigstenfalls sind die inneren drei Zehen, die offensichtlich gleichermaßen eine morphologische wie auch eine funktionelle Einheit bilden, dicht zusammenstehend eingedrückt. Die morphographische Abhandlung der Fußindrücke beruht deshalb im wesentlichen auf isoliert gefundenen Einzelfährten.

Der pentadactyle Fußendruck weist auf semiplantigrade Fußhaltung hin. Alle fünf Zehen können zumindest andeutungsweise zum Abdruck gelangen; in der Regel sind die beiden inneren Zehen am deutlichsten eingedrückt, da die inneren Fußpartien bevorzugt belastet sind.

In Abhängigkeit von der jeweiligen Zehenspreizung ändern sich auch die Längen- und Breitenverhältnisse, so können die Fußindrücke so breit wie lang erscheinen oder die Breite übertrifft die Länge und umgekehrt. Die Zehenlängen nehmen von I bis IV zu. Kennzeichnend für die Art ist Zeh V, der, obwohl in etwa so lang wie II, immer relativ lang wirkt, da seine Basis nicht oder nur wenig gegenüber Zeh I bzw. den Zehen I bis IV zurückversetzt ist. Seine Abspreizung nach außen variiert stark, so kann er mit Zeh I einen Winkel von 80 bis 106 Grad einschließen, Zehenwinkel I/IV schwankt zwischen 745 und 99 Grad. Auch die Spreizung der übrigen Zehen kann unterschiedlich sein, so können die Zehen I bis III eine morphologische Einheit darstellen, von der die Zehen IV und V weggerichtet sind, gelegentlich lehnt sich Zeh IV jedoch auch an diesen Komplex an. Zeh IV ist meist von der Mittellinie der Fährte weg nach außen gerichtet, Zeh III entweder leicht nach innen oder gerade nach vorn, die Zehen I und II sind zur Mittellinie hin orientiert, davon I am stärksten.

Gelegentlich spitz endende Zehen können auf eine Bewehrung mit Klauen oder Krallen hindeuten.

Die proximo-mediane Begrenzung ist meist deutlich und scharf im Gegensatz zur proximalen und proximo-lateralen Begrenzung. Proximal der Zehen III bis V kann eine ausgeprägte Ferse gelegen sein.

Auch beim Thüringer Paratypus wird verschiedentlich ein derartiger fersenförmiger Eindruck sichtbar.

Die größte meßbare Fußlänge liegt bei etwas mehr als 24 mm, die kleinste bei 12 mm.

Morphologie der Handeindrücke:

Aufgrund ihrer gleichmäßigeren Belastung sind die Handeindrücke auch in Fährten mit unvollständiger bzw. fehlender Überlieferung der Fußeindrücke meist deutlich und vollständig ausgebildet. Wie der Fuß Eindruck zeigt auch der kleinere Eindruck der Hand fünf Zehen, in wenigen Fällen kann aber auch ein tetradactyler Handbau vorgetäuscht sein. Die Handhaltung ist zweifellos stärker plantigrad ganz im Gegensatz zur Fußhaltung. Die Längen- und Breitenverhältnisse ändern sich mit dem Grad der Abspreizung des V. Zehes von den übrigen vier Zehen: bei einer starken Abspreizung erscheint der Handeindruck etwas breiter als lang, und umgekehrt ist der Handeindruck länger als breit, wenn die Abspreizung geringer ist. Die Zehen lassen, eine vollständige Erhaltung vorausgesetzt, eine mehr oder weniger gleichmäßige Längenzunahme von I nach IV erkennen. Das morphologische Erscheinungsbild des Handeindrucks wird weitgehend durch die Position und Länge des V. Zehes charakterisiert. Wie beim Fuß liegt seine Basis nicht oder nur geringfügig hinter der Basis von Zeh IV zurück und wirkt dementsprechend relativ lang, obwohl seine Länge ungefähr der von Zeh II gleichkommt oder sie allenfalls um einen Millimeter über- oder unterbietet. Die Zehen können gerade ausgestreckt sein oder wechselnd stark medialwärts eingekrümmt sein. Vorzugsweise sind die beiden inneren gekrümmt bzw. neigen sich stark der Mittellinie zu, während Zeh III nur noch leicht nach innen oder aber gerade nach vorne weist. Zeh IV kann gerade nach vorne oder leicht nach außen orientiert sein. Zeh V ist immer von den Zehen I bis IV gelöst und nach außen abgespreizt, wobei die absoluten Winkelwerte eine beachtliche Spannbreite aufweisen. Die Zehen I und V können zwischen sich Winkel von 86 Grad bis 135 Grad einschließen, die Regel scheinen allerdings Winkel um 120 Grad zu sein, da sie wiederholt auftreten; naturgemäß sind die Zehenwinkel I/IV geringer, sie schwanken zwischen 50 und 88 Grad, die Norm scheinen Winkel zwischen 74 und 88 Grad zu sein, soweit es sich anhand des wenigen Materials feststellen läßt. Die Zehen

enden in den meisten Fällen stumpf oder weisen allenfalls hakenförmig ausgezogene Spitzen auf, so daß die Frage, ob eine Bewehrung mit Krallen oder Klauen vorliegt, dahingestellt bleiben muß.

Die proximo-mediane Begrenzung des Eindruckes ist entsprechend dem größeren Innendruck schärfer fixiert als die proximo-laterale Begrenzung, die allerdings weitaus deutlicher zu erkennen ist als bei den Fußeindrücken. Diese Begrenzungen umschließen einen Sohleneindruck von rechteckiger bis quadratischer Form. Je nach dem Grad der Plantigradie erscheint der Sohleneindruck länglich rechteckig, gedrunken quadratisch oder breit rechteckig. Dies, sowie eine zu beobachtende Reduktion der Zehenlängen oder gar fehlende Zeheneindrücke, hängt weitgehend auch von der Art und Beschaffenheit des jeweiligen Substrates ab. Eine proximale fersenförmige Sohlenverlängerung wie beim Fußeindruck kann mehr oder weniger schemenhaft festgestellt werden. Gelegentlich auftretende wulst- und kissenförmige Reliefe im Sohlenbereich lassen auf eine Ausbildung bindegewebiger Sohlenpolster schließen.

Die Handlängen reichen von etwas mehr als 9 mm bis ca. 23 mm.

Variationsbreite:

Die Variationsbreite in der morphologischen Ausbildung der Fährten beruht - in Abhängigkeit von der Beschaffenheit des Untergrundes - auf Unterschieden in der Vollständigkeit der Eindrücke, der Zehenkonfiguration und der Art der proximalen Sohlenbegrenzung:

1. Abbildungen 133 A, B, C, D, E: Auf festerem Untergrund können die Fußeindrücke vollständig unterdrückt sein, so daß der Verlauf einer Fährte nur durch die Handeindrücke markiert ist. Die Vollständigkeit der Handeindrücke kann sich im Verlaufe einer Fährte ändern (Abb. 133 A, B, C), sie sind jedoch insgesamt sehr flach, Zeh IV ist auffallend lang und die proximale Sohlenbegrenzung relativ schmal. Ähnlich flach ist auch der Handeindruck der Abbildung 133 D, doch ist hier der erste Zeh extrem kurz, die Zehen II bis IV sind annähernd parallel orientiert und nur mehr oder weniger vollständig, während Zeh V nur andeutungsweise zu erkennen ist. Vor allem aber wirkt die Sohle durch die undeutliche, gerade proximale Begrenzung ausgesprochen rechteckig und ist von den Zehen abgesetzt. Ein Sonderfall stellt der Handeindruck der Abbildung 133 E dar. Er wurde vermutlich auf feste-

Abb. 132:

Verschiedene Überlieferung
varianten von Varanopus mit
crodaetylus; A) Sob-Va-3, ca.
x 3,1; B) SIE-Va-1, ca. x 2;
2,5; C) Sob-Va-1, ca. x 2,7; E)
D) JAK-Va-1, ca. x 2,7; F) WI
Sob-Va-2, ca. x 2,6. p=Fußein-
druck, m=Handeindruck, I
erster, V fünfter Zeh (von
innen nach außen gezählt).



D



B



A



E



C



F



Abb. 133:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von *Varanopus microdactylus*-Handeindrücken: A)-D)-
 Sob (große Platte), ca. x 2,7; E) Sob-Va-4, ca. x 2,5.

rem, noch plastisch reagierendem kohäsivem Untergrund erzeugt. Der Eindruck ist ebenfalls flach, wobei die Zehen gegenüber der Sohle stärker eingedrückt sind. Die Sohle zeigt eine deutliche Dreiteilung: Proximal von Zeh I liegt ein langgezogenes ?Basispolster, welches deutlich von dem Hauptteil der Sohle abgesetzt ist. Dieser Hauptteil gliedert sich in einen distalen rechteckigen und einen proximalen dreieckigen Abschnitt. Nach der Ausbildung der Zehen halte ich zumindest für die ersten drei Zehen eine Phalangenzahl von 2,3,4 möglich, was der Phalangenformel primitiver Reptilien entspricht.

2. Abbildungen 132 B, C, D, E: Bei weicherem Sediment sind die Eindrücktiefen größer und die Eindrücke nur mehr oder weniger vollständig, wobei die Handeindrücke sehr viel plumper wirken als auf festerem Untergrund. In der Regel ist bei ihnen weder die Zahl der eingedrückten Zehen vollständig, noch sind sie mit ihrer wahren Länge abgebildet (Abb. 132 B, C, D). Bei den Fuß-eindrücken sind besonders Änderungen in der Zehenkonfiguration auffallend. Während bei Abbildung 132 C alle Zehen sehr eng zusammenstehen, sind es im Falle der Abbildung 132 E nur die Zehen II, III und IV und bei Abbildung 132 B nur die Zehen II und III. Die proximale Sohlenbegrenzung ist recht unterschiedlich. Proximal von Zeh I kann ein kräftiges Basispolster ausgebildet sein (Abb. 132 C, E) und proximal der Zehen IV und V kann ein "fersenförmiger" Fortsatz liegen (Abb. 132 C). Im Falle der Abbildung 132 B ist der gesamte proximo-mediane und proximale Sohlenabschnitt in sich dreifach gegliedert und durch eine Querfurche von dem distaleren Sohlenabschnitt bzw. von den Zehen getrennt.
3. Abbildung 132 A: Verhältnismäßig tiefe Eindrücke, Hand-Fuß-Abstand sehr groß. Handeindruck äußerst unvollständig, Fuß-eindruck zwar mit vollständiger Zehenzahl, die Zehen sind jedoch nicht mit ihren wahren Längen eingedrückt, vor allem Zeh I und II sind stark verkürzt, dadurch wirkt Zeh IV sehr lang. Alle Zehen sind stark gespreizt. Der proximale Sohlenabschnitt fehlt.
4. Abbildung 132 F: Äußerst verschwommener ?Fußeindruck, der wohl in sehr nassem Sediment erzeugt wurde.

Was die Variationsbreite in den Fahrtendaten anbelangt, so sind

aufgrund des geringen Materialumfanges nur sehr beschränkte Aussagen möglich. Die scheinbaren Rumpflängen reichen von 739 mm bis 85,5 mm. Der Stride liegt zwischen 759 und 114,25 mm, der Pace der Hinterextremitäten zwischen 48 und 83 mm, der Vorderextremitäten zwischen 39 und 78,5 mm. Die Hand-Fußabstände reichen von 13,5 bis 27,75 mm. Die Gangbreiten von Hinter- bzw. Vorderextremitäten liegen zwischen 33,5 und 64,5 mm bzw. zwischen 25 und 48 mm. Die Schrittwinkel der Hinterextremitäten reichen von 68 bis 88 Grad, die der Vorderextremitäten von 84,5 bis 99,5 Grad. Das Verhältnis von Stride:scheinbare Rumpflänge schwankt zwischen 1,13 und 1,5.

Belastungsverhältnisse (Abb. 134-1):

Die Querschnitte durch einen Fußeindruck zeigen in Abbildung 134-1 B eine ungleichmäßige Belastungsverteilung. Bereits im Niveau der Zehenbasen I-V besteht eine ausgesprochen bevorzugte Belastung des inneren Fußbereiches (a), welche sich in den distaleren Zehenabschnitten (b) weiter verstärkt. Dies kann durchaus als primitives Merkmal gewertet werden. Allerdings werden im Gegensatz zu den Amphibien - vergleiche etwa Anthichnium salaman-droides (Abb. 79-1) - die Zehen IV und V verhältnismäßig deutlicher eingedrückt, so daß letzten Endes doch ein Teil der Belastung auf den lateralen Fußbereich übertragen wird, und die Belastungsverteilung insgesamt reptilomorph genannt werden kann.

Der Längsschnitt durch einen Fußeindruck zeigt in Abbildung 134-1A eine starke und kontinuierliche Zunahme der Eindruckstiefe und damit des Belastungsdruckes im proximalen Fußabschnitt. Auf die Metatarsalia wird kein weiterer Druck übertragen, so daß die Eindrucktiefe zu dem mit MT gekennzeichneten Ende des Metatarsalabschnittes hin ansteigt, um im proximalen Zehenabschnitt erneut geringfügig zuzunehmen. In den distaleren Zehenabschnitten treten keine größeren Belastungen mehr auf.

Zusammenfassend läßt sich etwa sagen: es liegt ein primitiver reptilomorpher Fußbau vor mit einer gewissen Beweglichkeit ?Tarsalia und Metatarsalia einerseits sowie zwischen Metatarsalia und Phalanges andererseits.

Abb. 134-1:

Eindrücktiefen der Hinterextremitäten von Varanopus microdactylus: A) Längsschnitt, B) Querschnitte. präproximal, d=distal, MT =Ende des Metatarsalabschnittes, die röm. Ziffern in B geben die Zehenpositionen und a-b die Aufeinanderfolge der Querschnitte von proximal nach distal an.

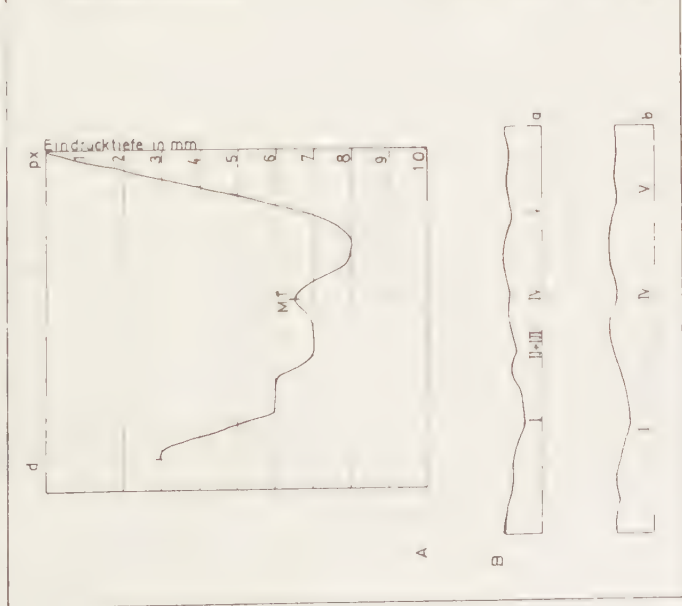
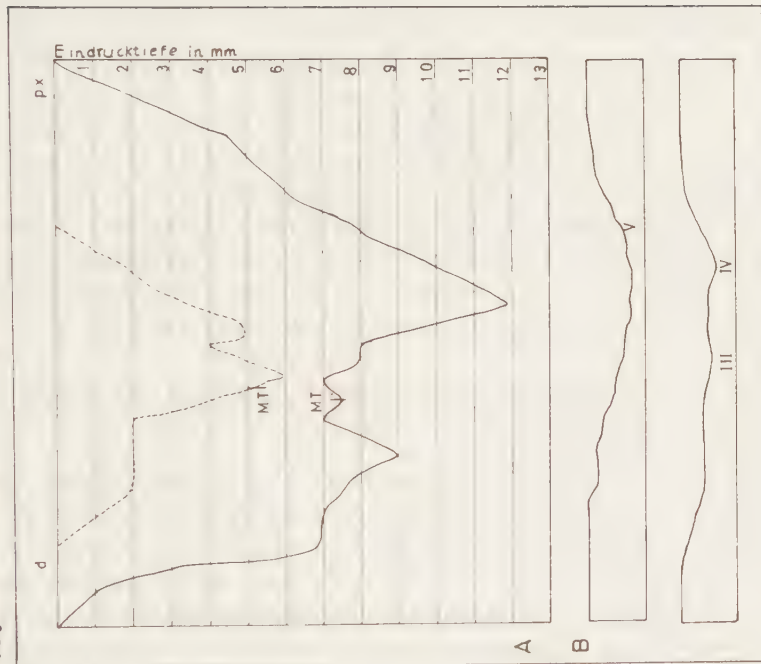


Abb. 134-2:
Eindrücktiefen der Hinterextremitäten von Palm-ichnus reninus: A) Längsschnitt, B) Querschnitte.



Schwanzschleifspuren (Abb. 80):

In vereinzeltten Fällen sind geradlinig verlaufende, breite Schwanzschleifspuren vorhanden (Abb. 80 VII, VIII). Ihre Breite und Struktur erinnert an die Schleifspuren rezenter Lacertilier. Im Querschnitt können sie ganz verschieden wirken: In Abbildung 80 VII ist die zentrale Vertiefung flach und durch deutliche Furchen von den lateralen Wällen abgesetzt, die in sich ebenfalls durch Furchen gegliedert sein können. Diese Furchen können eventuell auf eine Beschuppung des Schwanzes zurückzuführen sein. In Abbildung 80 VIII ist ein relativ breiter Sedimentwall zusammengeschoben, was eine Folge der Überlappung verschiedener Undulationsphasen eines relativ langen Schwanzes sein kann.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 120 B):

Das vorhandene saar-pfälzische Material läßt nur eingeschränkte Aussagen über die Körperproportionen der möglichen Fährtenerezeuger zu. Demnach muß es sich um Tiere mit relativ kurzem Rumpf und langen Extremitäten gehandelt haben, der coupling value liegt zwischen 0,63 und 0,70. Aus den wenigen vorhandenen Fährten lassen sich für die Längen der einzelnen Extremitätenabschnitte folgende Werte berechnen:

Femurlängen:	10,40-19,88 mm
Tib./Fib.-Längen:	8,59-18,30 mm
Fußlängen:	15,00-25,00 mm
Humeruslängen:	8,44-18,06 mm
Rad./Ulna-Längen:	10,17-21,95 mm
Handlängen:	9,00-19,00 mm

Insbesondere die Längen der distalen Extremitätenabschnitte müssen als unsicher betrachtet werden, da sich die Hand- und Fußlängen in den Fährten nicht hinreichend genau bestimmen lassen.

Da die Fährten des saar-pfälzischen Rotliegenden auch morphologisch äußerst unvollständig sind, wurde der Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen anhand des V. microdactylus aus den Oberhöfer Schichten des Thüringer Waldes unter der Verwendung folgender Daten unternommen:

Scheinbare Rumpflänge:	81,25 mm	coupling value = 0,74
Femurlänge:	17,07 mm	Unter-/Oberschenkel = 0,51
Tib./Fib.-Länge	8,73 mm	
Fußlänge:	30,00 mm	
Humeruslänge:	16,23 mm	Unter-/Oberarm = 0,72
Rad./Ulna-Länge:	11,82 mm	
Handlänge:	25,00 mm	Humerus/Rumpflänge = 0,19

Die Rekonstruktion der Abbildung 120 B zeigt ein relativ schlankes Tier (Schultergürtelbreite ca. 20 mm, Beckengürtelbreite ca. 24 mm) von lacertoidem Habitus. Während gewisser Lokomotionsphasen können sich Glenoid bzw. Acetabulum in einer Höhe von ca. 10 bzw. 10,7 mm befunden haben, woraus eine geringe Neigung der funktionellen Körperachse nach cranial resultiert. Schwache laterale Körperundulationen sind vermutlich während der Lokomotion ausgeführt worden.

Was die relative Aktivität der möglichen Fährtenenerzeuger angeht, so wäre dieser frühe V. microdactylus aus den Oberhöfer Schichten als relativ behäbig zu betrachten, jedoch bereits der Paratypus aus dem Tambacher Sandstein wie auch die saar-pfälzischen Formen sind nach ihren Extremitätenproportionen als hochaktiv einzustufen. Demnach besteht eine gewisse Variationsbreite in den Extremitätenproportionen innerhalb einer Art.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Nach den Belastungsverhältnissen der Hinterextremitäten und den fünfzehigen Händen sind die Fährtenenerzeuger unter primitiven Reptilien zu suchen. Was die Morphologie anbelangt, so käme meines Erachtens ein Fußbau vom Typus Captorhinus durchaus in Betracht. Auch treten innerhalb der Captorhinomorphen ähnliche Extremitätenproportionen auf, wie sie der hypothetischen Rekonstruktion der Abbildung 120 B zu Grunde gelegt sind. Allerdings scheinen die entsprechenden Verhältnisse bei dem thüringer Paratypus (JPM P 1322) aus dem Tambacher Sandstein und ebenso bei den wenigen Varanopus microdactylus-Fährten des saarpfälzischen Rotliegenden anders gelagert zu sein: das Verhältnis Unterschenkel/Oberschenkel liegt zwischen 0,82 und 0,96, das Verhältnis Unterarm/Oberarm zwischen 1,10 und 1,21. Dies deutet entweder darauf hin, daß die Hand- und Fußlängen nicht korrekt erfaßbar sind oder tatsächlich

Tabelle: 23		1	2	3
Maße von: <u>Yaranopus</u> <u>microdactylus</u>				
Material:		SOB-Va-1	SOB-Va-2	Jak-Va-1
Stride	in mm	114,25	90,00	(59,00)
Fuß		83,00	79,50	48,00
Pace	in mm			
Hand		78,50	65,25	39,00
Abstand Hand-Fuß	in mm	27,75	35,50	13,50
Fuß		57,83	64,50	33,50
Gangbreite	in mm			
Hand		48,00	48,00	25,00
Rumpflänge	in mm	85,50	79,50	39,00
Fuß		88,00	68,00	77,00
Schrittwinkel	in Grad			
Hand		99,50	84,50	95,00
Zeh III zur Fuß	in Grad	--	--	--
Mittellinie Hand		--	--	--
Länge		25,00	--	(15,00)
Fuß	in mm			
Breite		--	--	--
Länge		(19,00)	19,00	(9,00)
Hand				
Breite	in mm	--	19,00	
Fuß Zeh I		--	--	--
II		--	--	--
III	in mm	--	--	--
IV		--	--	--
V		--	--	--
Hand Zeh				
I		--	--	--
II		--	--	--
III	in mm	--	--	--
IV		--	--	--
V		--	--	--
Stride: Fußlänge		4,57:1	--	(3,93:1)
Stride: Rumpflänge		1,33:1	1,13:1	1,50:1

eine größere Variationsbreite in diesen Verhältnissen besteht, was mit einer entsprechenden Variationsbreite in dem Grad der terrestrischen Anpassung gleichzusetzen wäre.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Im Gegensatz zu HAUBOLD (1975), der die Fährtenrzeuger unter den Procolophonomorpha sucht, vermute ich sie eher unter den Captorhinomorpha.

3.3.12. Ichniotherium cottae (POHLIG 1885); (Abb. 120 C; 135)

- 1848 - COTTA, Mitteilung über Tierfährten bei Friedrichroda: S. 133.
- 1851 - COTTA, Entdeckung von Tierfährten im Rotliegenden bei Friedrichroda, S. 363.
- 1861 - GEINITZ, *Dyas I*, S. 4.
- 1868 Saurichnites rittlerianus n.sp. - HOCHSTETTER, Saurierfährten im Rotliegenden des Rossitz-Ostrauer Beckens: S. 431.
- 1885 Saurichnites cottae n.sp. - POHLIG, Saurierfährten im unteren Rotliegenden von Friedrichroda: S. 285.
- 1886 S. cottae (sic). - POHLIG, *dto.*, S. 278.
- 1887 S. cottae - POHLIG, Tierfährten und Medusenabdrücke aus dem unteren Rotliegenden des Thüringer Waldes; S. 644.
- 1887 S. rittlerianus; S. perlatus n.sp. - FRIC, *Obrovske stopy z utaru permskeho*: S. 121, Fig. 38.
- 1892 Ichniotherium cottae (mihi). - POHLIG, Altpermische Saurierfährten, Fische und Medusen der Gegend von Friedrichroda: S. 60, Fig. 1, Taf. 7 (1).
- 1895 S. rittlerianus, S. perlatus. - FRITSCH, Über neue Wirbeltiere aus der Permformation Böhmens nebst einer Übersicht der aus derselben bekannt gewordenen Arten: S. 6, Fig. 2.
- 1895 Sphaeodactylchnium cottae oder Ichnium sphaerodactylum nov. (1. Tambacher Fährtentyp). - PABST, Thierfährten aus dem Rotliegenden von Friedrichroda, Tambach und Tabarz in Thüringen: S. 575.
- 1896a Ichnium sphaerodactylum. - PABST, Thierfährten aus dem Oberrothliegenden von Tambach in Thüringen: S. 638, 642, Taf. 14, Fig. 1-3.

- 1896 b Ichnium sphaerodactylum. - PABST, dto: S. 808, Taf. 17-20.
- 1899 Saurichnites rittlerianus, S. perlatus. - FRITSCH, Die Fauna der Gaskohle und Kalksandsteine der Permformation Böhmens: S. 96, Fig. 394 (1,5).
- 1900 I. sphaerodactylum von Albendorf, Tabarz und Tambach, subsp. minor von Tabarz und Tambach; Ichniotherium cottae von Friedrichroda: Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands" I.: S. 58, 60.
- 1905a Ichnium sphaerodactylum, friedrichrodanum (= I. cottae), tabarzense, tambacense, lomnitzense (= S. rittlerianus), albendorfense und rossitzense; I. sphaerodactylum subsp. minor, tabarzense und tambacense. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands" II: S. 14.
- 1908 I. sphaerodactylum, friedrichrodanum, sembacense, tambacense (subsp. minor), tabarzense (subsp. minor). - PABST, Die Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands": S. 33-51; 73-81; 116-118; 142-143; 151-152; Fig. 1-13; 21-28; Taf. 1-7; 18 (1); 19; 20 (1).
I. sphaerodactylum, albendorfense, rossitzense und lomnitzense.
- 1909 I. sphaerodactylum. - HICKLING, British Permian footprints: S. 17, Fig. 25.
- 1912 Type H 1 I. sphaerodactylum; H 1a Ichniotherium cottae; H 1b part. (non. I. sphaerodactylum, minimum). - HARDAKER, Discovery of a fossil bearing horizon in the Permian rocks of Hamstead quarries near Birmingham: S. 659-663, Fig. 11-14.
- 1912 Saurichnites stenodactylus n.sp., S. perlatus. - FRITSCH, Studien im Gebiete der Permformation Böhmens: S. 16, Fig. 14.
- 1923 I. cottae = I. sphaerodactylum = H 1a = Acibates sphaerodactylum (Spuren von Rhachitomen). - NOPCSA: Die Familien der Reptilien: S. 139, Taf. 6 (2).
- 1927 I. sphaerodactylum. - GILMORE, Fossil footprints from the Grand Canyon: S. 51
- 1927 Korynichnium sphaerodactylum; K. sphaerodactylum subsp. minor; K. hardakeri; Ichniotherium cottae. - LOTZE, Die Tambacher Sphaerodactylum-Fährten: S. 174-175.

- 1933 Ichniotherium cottae; Korynichnium sp. (GN 1380); K. sphaerodactylum; K. sphaerodactylum minor; K. hardakeri; K. celer n.sp. - KORN, Eine für die Kenntnis der Cotylosaurier des deutschen Perms bedeutsame Schwimmfährte von Tambach: S. 169f., Taf. 15.
- 1955 ?K. celer. - MÜLLER, Eine kombinierte Lauf- und Schwimmfährte von Korynichnium aus dem Oberrotliegenden von Tambach: S. 490.
- 1955 Ichniotherium sp. - CZYZEWSKA, Reptile trackways from the Permian of Wambierzyce in Lower Silesia (Poland): S. 140, Taf. 1.
- 1962 K. sphaerodactylum. - MÜLLER, Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere: S. 21f.
- 1963 I. cottae; K. sphaerodactylum, K. hardakeri, K. celer, K. minor. - KUHN, Ichnia Tetrapodorum. - Foss. Catal. I.: S. 30, 32-34.
- 1971 I. cottae. - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium: S. 36, Abb. 6 (1-4), 21 (1,2).
- 1971b I. cottae. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Permouiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes: S. 38, Abb. 11.
- 1973 I. cottae. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas: S. 23-25, Abb. 40, 41, 42, 43.
- 1973 I. cottae. - HAUBOLD & SARJEANT, Tetrapodenfährten aus den Keele und Enville Groups (Permokarbon: Stefan und Autun) von Shropshire und South Staffordshire, Großbritannien: S. 915, Taf. V (1).
- 1974 I. cottae. - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfährten: S. 21, 70, 72, 75, 87, 93, 96, 99, 152, 153; Abb. 44, 87 (1-4).
- 1974 I. cottae. - SARJEANT, A history and Bibliography of the study of fossil vertebrate footprints in the British Isles: S. 339, 340; Fig. 28b.

Typusmaterial: Entsprechend der von HAUBOLD (1973, S. 23) aufgestellten Synonymie hätte HOCHSTETTERS Art Saurichnites rittleri-anus Priorität. Nach FRITSCH (1899, S. 96) wurde HOCHSTETTERS Material jedoch weder abgebildet noch erhalten. Dasselbe gilt nach HAUBOLD (1973, S. 24) für das Original zu FRIC (1887), von dem nur noch untypische Abgüsse existieren. Da auch das von POHLIG

etwa 1885 selbst in den Goldlauterer Schichten bei Friedrichroda gefundene Material weder beschrieben noch abgebildet wurde, empfiehlt HAUBOLD (1973, S. 24), eine im Jahre 1887 bei Tambach gefundene Fährtenplatte als Typusmaterial anzuerkennen. Eine erste Abbildung und kurze Beschreibung dieser Platte (GN 1351) erfolgte durch POHLIG (1892) nach einem Foto von PABST!

Holotypus: GN 1351

Locus typicus:

Bromacker bei Tambach, Thüringer Wald, DDR.

Stratum typicum:

Tambacher Sandstein, Saxon, Unt. Perm.

Material: LSch-Ic-1, LSch-Ic-2, LSch-Ic-3; SOB-GP, WIN-Ic-1,
Nie-Ic-1

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet und Rheinhessen, fragliches Vorkommen in den Quiernbach Schichten (Kusel Gruppe), gesichert ab oberer Abschnitt Jeckenbach Schichten (Unt. Lebach Gruppe) bis mittlerer Abschnitt Rötelschiefer (Nahe Gruppe).

Beschreibung:

Fährtenanordnung und Proportionen:

Bisher konnten von dieser Fährtenart nur isolierte Eindrücke bzw. fragmentarisch überlieferte Einzelfährten geborgen werden. Hinsichtlich der Fährtenanordnung und den Proportionen kann mit Vorbehalt lediglich gesagt werden, daß die Handeindrücke relativ weit vor den Fußeindrücken liegen können, was nur ganz bedingt auf einen großen coupling value des erzeugenden Tieres schließen läßt.

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 135):

Die Abbildung 135 D zeigt den bisher vollständigst überlieferten Fußeindruck. Der fünfzehige Fußeindruck deutet plantigrade Fußhaltung an. Von den fünf Zehen sind die Zehen I bis IV im Eindruck sichtbar. Allerdings heben sich nur die Zehenspitzen einigermaßen deutlich von der Umgebung ab. Die proximalen Zehenabschnitte sind weder untereinander noch von der Umgebung gut zu unterscheiden, ihre Begrenzungen sind äußerst verschwommen. Die Zehenlängen nehmen von I nach IV recht gleichmäßig zu, was besonders in Abbildung 135 C recht deutlich zu erkennen ist. Zeh V liegt etwas

zurück und ist in Abbildung 135 D gerade noch mit seiner Basis zu erkennen, er scheint nur schwach nach außen abgespreizt zu sein (ca. 52 Grad). Über die Länge von Zeh V ist keine Aussage möglich. Im Falle der Abbildung 135 D divergieren die Zehen I und IV um etwa 33 Grad, bei der Abbildung 135 C dagegen um etwa 50 Grad. Die Zehenspitzen sind stark betont und können schwach "keulenförmig" verbreitert sein. Diese keulenförmige Verdickung der Zehenspitzen ist eher eine Folge ihrer starken Belastung, als daß sie einen Hinweis auf eine Bewehrung der Zehen mit breiten Klauen darstellen.

Bei vollständiger Erhaltung ist die Fußsohle sehr breit und von nahezu quer-ovaler Form. Bei Abbildung 135 D sind die Zehenbasen nicht deutlich von der Sohle zu trennen, auch hebt sich die Fußsohle nicht scharf von dem umgebenden Sediment ab.

Sohlen- und Phalangenpolster sind nicht sichtbar.

Fußlängen ca. 10-12 cm.

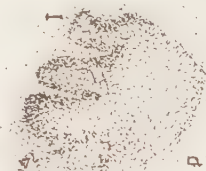
Morphologie der Handeindrücke:

Vorbemerkungen: Alle Eindrücke, die aufgrund ihrer Lagebeziehung zu den Fußeindrücken als von den Händen stammend identifiziert werden können, sind vierzehig überliefert. Da jedoch auch das ansonsten hervorragend überlieferte Ichniotherium-Material des Thüringer Waldes gelegentlich eine weitgehende Trennung des stark einwärts gerichteten Handzehes I von dem übrigen Handeindruck zeigt, ist zu vermuten, daß bei dem wenigen hier vorliegenden Material der erste Handzoh völlig unterdrückt ist. Bei der nachfolgenden Beschreibung wird von der Annahme einer fünfzehigen Hand ausgegangen.

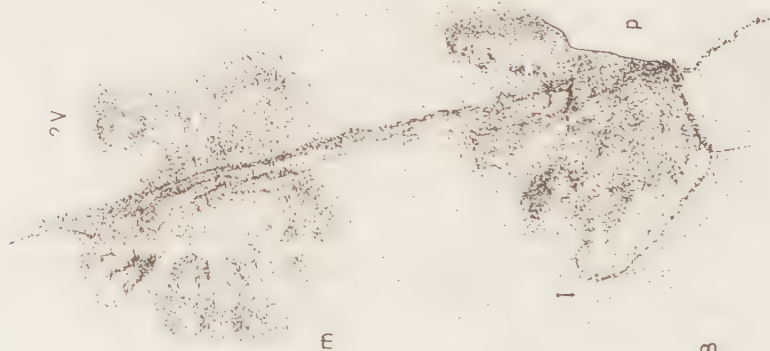
Einen - abgesehen von dem nicht eingedrückten I. Zeh - vollständigen Eindruck zeigt die Abbildung 135 B. Demnach ist die Hand etwas kleiner als der Fuß und zeigt wie dieser plantigrade Haltung. Die Zehenlängen scheinen von I nach IV recht gleichmäßig zuzunehmen. Zeh V liegt etwas zurück und wird schwach nach außen abgespreizt. Da der Handeindruck relativ zum Fußeindruck stärker nach innen gedreht ist, sind die Zehen I bis IV dementsprechend nach innen geneigt. Die Zehen II, III und IV können annähernd parallel orientiert sein, während Zeh IV und V einen Winkel von ca. 57 Grad miteinander bilden. Die Zehen sind zwar von innen nach außen zunehmend tiefer eingedrückt mit starker Betonung der Zehenspitzen, dennoch ist ihre Begrenzung gegen das umgebende Sediment äußerst fließend. Die Zehenspitzen sind schwach "keulenförmig" verdickt

Abb. 135:

Verschiedene Überlieferungsvarianten von Ichnietherium cotta: A) Lech-Ic-1, ca. x 0,5; B) Lech-Ic-2, ca. x 0,5; C) SOB-GP, ca. x 0,5; D) Lech-Ic-3, ca. x 0,4, p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).



D



und stumpf endend. Diese Verdickung ist wahrscheinlich infolge des weichen Sedimentes und der zunehmenden Belastung der distalen Zehenabschnitte entstanden, kann also kaum als ein Hinweis auf breite Klauen gewertet werden.

Die Zehen sind nicht deutlich von der Sohle abgesetzt, und mit Ausnahme der lateralen Sohlenbegrenzung treten fließende Übergänge zwischen Handsohle und umgebendem Sediment auf. Die Handsohle erscheint von gedrungen rechteckiger Gestalt, Sohlenpolster sind ebenso wie Phalangenpolster nicht sicher nachzuweisen.

Die Handlänge reicht an 11 cm heran.

Variationsbreite:

Der geringe Materialumfang erlaubt kaum eine schlüssige Aussage über die mögliche Variationsbreite. Es sind jedoch zwei Erhaltungsarten festzustellen, deren Gegensätzlichkeit eindeutig auf unterschiedliche Sedimentbeschaffenheit zurückzuführen ist: die Eindrücke der Abbildungen 135 A, B, D wurden vermutlich in einem nassen, weichen Silt erzeugt. Das stark nachgebende Substrat bedingte zusammen mit dem relativ großen Körpergewicht der fährten-erzeugenden Tiere ein verhältnismäßig tiefes Einsinken der Hände und Füße. Wie auch bei den Rezentversuchen induzierte das weiche Substrat eine annähernde Parallelstellung der Zehen, insbesondere der Zehen I-III (vgl. Abb. 135 A, B, D), und unterdrückt den Eindruck des ersten Handzehes. Die Fußsohle wird vollständig überliefert (die fragmentarischen Fuß- und Handeindrücke der Abbildungen 135 A, B sind auf die lokale Klein-Tektonik zurückzuführen) unter bevorzugter Belastung ihres zentralen Abschnittes.

Die in Abbildung 135 C dargestellten Eindrücke wurden vermutlich in einem oberflächig glatten, angetrockneten, aber noch plastischen Ton erzeugt. Der relativ wenig nachgebende Untergrund verhinderte ein stärkeres Einsinken der Hände und Füße, was zu sehr flachen Eindrücken führte. Außerdem wurden lediglich die am stärksten belasteten Fuß- und Handpartien überliefert. Beim Fuß sind dies die Zehenspitzen I bis IV und ein schmaler, proximal von Zeh III gelegener Abschnitt der Fußsohle; bei der Hand scheinen im wesentlichen die postaxialen Abschnitte mit den Zehen III, IV und V und dem dazugehörigen Sohlenbereich bevorzugt belastet zu sein. Wie bei den Rezentversuchen macht sich die relative Festigkeit des

Untergrundes unmittelbar in einer größeren Zehenspreizung bemerkbar - beispielsweise divergieren Zeh I und III um rund 40 Grad, bei den in weichem Substrat erzeugten Eindrücken dagegen nur zwischen 8 und 28 Grad.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Bei Ichniotherium-Fährten kann in Abhängigkeit von den Untergrundverhältnissen eine beachtliche Variationsbreite, deren Extreme in Abbildung 135 einander gegenüber gestellt sind, bestehen.

Belastungsverhältnisse:

Senkrecht zur Fußlängsachse besteht kein Belastungsgefälle von innen nach außen wie etwa bei Amphisauropus latus (vgl. Abb. 96-2), sondern die lateralen Sohlenabschnitte werden zwar relativ gleichmäßig, aber geringer belastet als ein zentraler, proximal der Zehen II und III gelegener Sohlenbereich. Diese Belastungsverhältnisse schließen aus oben erörterten Gründen einen Fußbau mit diskreten proximalen Elementen aus. Weiterhin müssen Astragalus und Calcaneus als eine Einheit funktionieren.

In Abbildung 135 C wird einigermaßen deutlich, daß in der Fußlängsachse eine ziemlich gleichmäßige und starke Belastung auftritt, was sich darin äußert, daß der proximal von Zeh III gelegene Sohlenabschnitt, die proximalen Abschnitte von Zeh III und die Spitze von Zeh III mehr oder weniger stark eingedrückt sind. Für den Fußbau bedeutet dies, daß das Körpergewicht durch Astragalus und Calcaneus auf den zentralen Bereich gerichtet weitergegeben wird.

Schwanzschleifspur:

Eine Schwanzschleifspur konnte bisher nicht nachgewiesen werden.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 120 C).

Das bisher vorhandene saar-pfälzische und rhein-hessische Material reicht für eine Rekonstruktion der Körperproportionen nicht aus. Abbildung 120 C zeigt den Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen nach einer Fotografie des thüringischen Typusmaterials. Demnach könnte es sich bei dem Erzeuger der Ichniotherium cottae-Fährten um ein Tier mit relativ langem Rumpf im Verhältnis zu den Extremitäten handeln, was die bei dem saarpfälzischen Material beobachteten großen Hand-Fuß-Abstände erklären würde. Hinter-

und Vorderextremitäten sind insgesamt etwa gleich lang, wobei allerdings der Unterschenkel vergleichsweise kürzer ist als der Unterarm. Mit den hypothetisch angenommenen Extremitätenlängen ist die Lokomotion nur bei Ausübung relativ starker lateraler Körperundulationen möglich. Leider existieren keine Schwanzschleifspuren, die einen objektiven Hinweis auf die Intensität der lateralen Körperundulationen geben könnten.

Was die relative lokomotorische Leistungsfähigkeit oder Aktivität des erzeugenden Tieres anbelangt, so fällt der Typus von Ichniotherium cottae mit seiner seiner scheinbaren Rumpflänge und den hier rekonstruierten Extremitätenlängen eben noch in OLSONs "Feld II" (OLSON 1976, S. 17, Fig. 12), das die aktiveren Tiere beinhaltet. In OLSONs gesonderter Betrachtung der Caseidae (OLSON 1976, S. 18, Fig. 13) würde Ichniotherium cottae (Typus) dicht bei Caseo broili liegen und die unmittelbare Fortsetzung der Tendenz zu größerer Aktivität innerhalb der Familie Caseidae darstellen. Verglichen mit Araeoscelis und Petrolacosaurus ist die Aktivität bescheiden und kann nach OLSONs System am ehesten mit Cacops konkurrieren.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Bisher wurden die Erzeuger von Ichniotherium-Fährten unter den Rhachitomen (NOPCSA 1923), Diadectiden (NOPCSA 1923; LOTZE 1927) Procolophoniden (KORN 1933) und Caseiden (HAUBOLD 1973) vermutet. Die Rhachitomen dürften allein deshalb schon ausscheiden, da bei ihnen andere Belastungsverhältnisse der Hinterextremitäten zu erwarten sind (= Innendruck). Für Diadectes rekonstruierten ROMER & BYRNE (1931, S. 36) einen hypothetischen Fußeindruck, der keinerlei Gemeinsamkeiten mit Ichniotherium-Eindrücken erkennen läßt.

HAUBOLDs Zuordnung zu den Pelycosauria ist nach verschiedenen Gesichtspunkten zu unterstützen. Gerade das Thüringer Material zeigt einen deutlichen fersenförmigen Eindruck, der oft durch eine Zone der Nichtbelastung von dem übrigen Fußeindruck isoliert ist. Dieser fersenförmige Eindruck muß auf Astragalus und Calcaneus zurückzuführen sein und kann nur zustande kommen, wenn die Tibia als das hauptsächlich gewichtstragende Element frei über dem Astragalus rotieren kann. Dies ist bei den Pelycosauria nach SCHAEFFER (1941, S. 448) erstmalig der Fall. Nach SCHAEFFER (1941, S. 449) wird im

Pelycosaurier-Tarsus das Körpergewicht während der Lokomotion folgendermaßen verteilt: Zu Beginn des Vorwärtstreibens wird das Körpergewicht von Astragalus und Calcaneus über die Fersenpolster an den Untergrund weitergegeben. Sobald sich der Körper vorwärtsbewegt und der hintere Fußabschnitt sich vom Untergrund gelöst hat, wird das Gewicht auf die Metatarsal-Köpfe bzw. auf den Fußballen übertragen. Damit braucht die oben genannte Zone der Nichtbelastung nicht notwendigerweise auf eine intratarsale Fußgelenkung zurückzuführen sein (wie HAUBOLD 1973 vermutet), sondern kann eine Folge abrupter Gewichtsverlagerung von der Ferse auf die Metatarsalia sein. (Die Struktur des Pelycosaurier-Tarsus läßt aber eine intratarsale Gelenkung in mesotarsaler Position, also zwischen Astragalus und Calcaneus einerseits und den beiden Centralia sowie den Tarsalia 4 und 5 andererseits möglich erscheinen.)

Weiterhin fällt auf, daß die Fußindrücke von Ichniotherium nie nach außen orientiert sind. Dies deutet ebenfalls eher auf Pelycosaurier als auf Cotylosaurier hin. Bei den Pelycosauria artikuliert nämlich die Tibia weiter distal mit dem Tarsus als die Fibula. Wenn Tibia und Fibula gleichzeitig mit dem Tarsus artikulieren sollen, muß nach SCHAEFFER (1941, S. 448) der Fuß mit seiner Längsachse nach vorne orientiert sein. Eine weitere Folge dieser unterschiedlichen Artikulationsniveaus ist, daß die Tibia nicht länger gezwungen ist, zum Schluß der "propulsive" Phase eine diagonale Position einzunehmen (SCHAEFFER 1941, S. 448). Damit ist meines Erachtens auch die beobachtete bevorzugte Belastung des mittleren Fußbereiches eine direkte Folge der speziellen Artikulation zwischen Tarsus und Unterschenkel: die Resultierende aus der von der Tibia ausgehenden Hauptdruckkomponente und einem von der Fibula ausgehenden Teildruck ist nach Abbildung 135 C auf den zentralen Fußabschnitt gerichtet und wirkt wahrscheinlich vornehmlich über die Tarsalia 2,3,4 auf die Metatarsalia und damit auf die Phalangen 2,3 und 4 ein.

Eine Zuordnung der Ichniotherium-Fährten nach morphologischen Kriterien zu einer bestimmten Pelycosaurier-Gruppe ist nur schwer möglich, allerdings kommen die Ophiacodontia und Edaphosauria wegen ihrer relativ breiten proximalen Tarsus-Elementen in die engste Wahl. Berechnet man für den Typus von Ichniotherium cottae die Längen der einzelnen Extremitätenabschnitte und bildet die

Verhältnisse:

Unterschenkel/Oberschenkel x 100 und Unterarm/Oberarm x 100, so erhält man für die Hinterextremitäten den Wert 53,4 und für die Vorderextremitäten den Wert 77,43. Ein Vergleich dieser hypothetischen Werte mit den entsprechenden nach ROMER & PRICE (1940) berechneten Werten zeigt, daß allenfalls die Edaphosauria als Fährtenenerzeuger in Frage kommen könnten. Nur sie zeigen z.T. ähnlich geringe Werte für die Hinterextremitäten. Der hypothetische Wert für die Vorderextremitäten liegt - wie bei der Aktivitätsbeurteilung schon dargestellt - dicht bei Casea broili und setzt vor allem unmittelbar die Tendenz der Caseiden zu größeren Radius/Humerus-Verhältnissen mit abnehmenden Rumpflängen fort. Deshalb ist die Vermutung HAUBOLDS, die Erzeuger der Ichniotherium cotta-Fährten bei den Caseiden zu suchen, nicht zurückzuweisen.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Die Fährten Ichniotherium cotta zeigen in ihren Belastungsverhältnissen, ihrer Morphologie und ihren Proportionen genügend Berührungspunkte mit der osteologischen Gruppe der Pelycosauria. Innerhalb der Pelycosauria kämen aufgrund der hypothetischen Extremitätenproportionen nur die Edaphosauria als Fährtenenerzeuger in Betracht. Möglicherweise sind die Erzeuger unter den kleinsten Vertretern der Caseiden zu suchen.

3.3.13. Dimetropus leisnerianus (GEINITZ 1863); (Abb. 130-2;
136, 137):

- 1863 Saurichnites leisnerianus n.sp. - GEINITZ, Beiträge zur Kenntnis der organischen Überreste in der Dyas (oder permische Formation zum Theil) und über den Namen Dyas: S. 389, Taf. 4 (5).
- 1895 Ichniotherium schaeferi n.sp. = Acrodactylidium schaeferi = Ichnium acrodactylum nov. - PABST, Thierfährten aus dem Rotliegenden von Friedrichroda, Tambach und Tabarz in Thüringen: S. 575.
- 1896a Ichnium acrodactylum (2. Tambacher Fährtentyp). - PABST Thierfährten aus dem Oberrothliegenden von Tambach in Thüringen: S. 640, 642, Taf. 14 (4,5).
- 1897a I. acrodactylum. - PABST, Dto. II: S. 701, Fig. 1., Taf. 26, 27 (1), 28.
- 1900 I. acrodactylum, subsp. alternans, dispar, curvata. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands". I.: S. 55, 58, 60.
- 1905a I. pachydactylum, rathense; I. pachydactylum, ungulatum albendorfense und rathense = Saurichnites leisnerianus. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands". II.: S. 4-6, Taf. 3.
- 1905c I. acrodactylum, tambacense, subsp. alternans, dispar, curvata. - PABST, Die Spitzenzehfährte von Tambach in Thüringen, Ichnium acrodactylum, tambacense: S. 131, Taf. 1,2.
- 1908 I. acrodactylum, tambacense, subsp. alternans, dispar, curvata. - PABST, Die Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands": S. 53-70, Fig. 14-19, Taf. 9, 10 (2-4), 11-14, 15 (1), 16, 17.
- I. pachydactylum, albendorfense; I. pachydactylum ungulatum, albendorfense - Saurichnites leisnerianus. - PABST, dto. S. 100-102, Taf. 28 (1), 29.
- 1912 Ichnium pachydactylum (ungulatum) = Saurichnites leisnerianus. - HARDAKER, Discovery of a fossil bearing horizon in the Permian rocks of Hamstead quarries, near Birmingham: S. 664, 666, Fig. 17-19.
- 1923 Herpetichnium acrodactylum = Saurichnites leisnerianus; Herpetichnium ungulatum; Chirotherium pabsti n.sp. =

- I. acrodactylum (GN 1762); Chirotherium rubrum n.sp. = I. acrodactylum, tambacense, subsp. dispar (GN 1765). - NOPCSA, Die Familien der Reptilien: S. 139, 140, 144.
- 1955 Herpetichnium unguatum albandorfense. - CZYZEWSKA, Reptile trackways from the Permian of Wambierzyce in Lower Silesia (Poland): S. 143, Taf. 2 (1).
- 1963 ?Herpetichnus pabsti, ?H. rubrum, H. acrodactylus, H. alternans, Ichniotherium leisnerianus. - KUHN, Ichnia Tetrapodorum: S. 27-28, 31.
- 1963 Herpetichnium acrodactylum. - STEINER & SCHNEIDER, Eine neue Lauffährte mit Schwanzschleppspur aus dem Oberen Rotliegenden von Tambach: S. 721, Abb. 3, Taf. I, II.
- 1971a Dimetropus leisnerianus. - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium: S. 34, Abb. 6 (5-9).
- 1973 D. leisnerianus. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas: S. 20, Abb. 37, 38, 39.
- 1973 D. leisnerianus. - HAUBOLD & SARJEANT, Tetrapodenfährten aus den Keele und Enville Groups (Permokarbon: Stefan und Autun) von Shropshire und South Staffordshire, Großbritannien: S. 915, Taf. 6 (2).
- 1974 D. leisnerianus. - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfährten: S. 75, 93, 96, 98, 153, Abb. 54 (5-11), 55.
- 1974 D. leisnerianus. - SARJEANT, A history and bibliography of the study of fossil vertebrate footprints in the British Isles: S. 340.
- 1975 D. leisnerianus. - HAUBOLD & KATZUNG, Die Position der Autun/Saxon-Grenze (Unteres Perm) in Europa und Nordamerika: S. 91, 97, 98, 109, 118, 125.
- 1974 Ichniotherium cottae. - STAPF & SUES, Der erste Nachweis der Reptilfährte Ichniotherium cottae im Rotliegenden Südwest-Deutschlands: S. 9 ff., Abb. 3a, 3b, 4a, 4b.
- 1976 D. leisnerianus. - FICHTER, Tetrapodenfährten aus dem Unterrotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan: S. 100, Abb. 6, 7.

? Holotypus: DM ohne Nr. und WZ 185/4

Locus typicus: Wambierzyce (Albandorf) bei Nowa Ruda, Innersudetische Mulde, VR Polen.

Stratum typicum: II. Rotliegendzyklus, Walchia-Schiefer, Autun, Unt. Perm.

Material: K 20, LET 258, SSN 2, SBO-1, K 21, Eis-Di-1

Zeitliche und räumliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet, Kusel Gruppe bis Nahe Gruppe (vgl. Tab.

Beschreibung:

Fährtenanordnung und Proportionen:

Die Aufschlußverhältnisse im saar-pfälzischen Rotliegenden lassen eine Bergung kompletter Fährten großer Tiere nicht zu. Aus einer einseitigen Fährtenfolge, welche gerade einen zusammengehörigen Fuß- und Handeindruck sowie den folgenden Fußeindruck zeigt, läßt sich auf eine quadrupede Fährte mit einer Stridelänge von ca. 477 mm und einem Hand-Fuß-Abstand von ca. 150 mm schließen. Aus diesen Daten läßt sich eine ungefähre Rumpflänge von 38,8 cm berechnen. Die Fährten kleinwüchsiger Tiere zeigen alternierende Anordnung.

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 136, 137 B):

Die fünfzehigen Fußeindrücke deuten plantigrade Fußhaltung an. Von den fünf Zehen können alle im Eindruck erscheinen, in der Regel ist jedoch Zeh IV unvollständig überliefert, und Zeh V kann fehlen oder ist nur mit der Spitze eingedrückt. Primär sind die Zehen lang und schlank, wobei die Zehenlängen von I nach IV zunehmen, Zeh IV scheint allerdings nur wenig länger als III zu sein. Zeh V liegt weit zurück, wird mehr oder weniger stark nach außen abgespreizt. Generell ist die Zehenspreizung nicht sehr stark, die Zehenwinkel I/IV liegen zwischen 35 und 46 Grad, während die Zehenwinkel I/V 52 bis 69 Grad betragen können. Die Zehenenden meist rund und stumpf, nur in einem Falle (Abb. 136 B) sind die Zehen derartig zugespitzt, daß eine Bewehrung der Zehen mit Krallen denkbar erscheint.

Bei vollständiger Erhaltung ist die Fußsohle in antero-proximaler Richtung sehr lang ausgezogen und kann tief eingedrückt sein. Proximal der Zehen III, IV und V kann sie einen fersenförmigen Eindruck hinterlassen. Proximal von Zeh I zeichnet sich öfter eine morphologische Depression (Negativerhaltung) ab, die auf eine Zone schwächerer Belastung hinweisen kann. Die Begrenzungen der Fußsohle gegenüber den Zehen und dem umgebenden Sediment sind in der Regel unscharf fixiert. Es zeichnen sich weder Sohlen- noch Phalangenpolster ab. Die größten Fußlängen wurden bisher mit etwas

mehr als 144 mm gemessen. Nach den bekannten Handlängen dürften jedoch noch weitaus größere Fußlängen zu erwarten sein.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 136 A, D):

Nur wenige Eindrücke können zweifelsfrei als Handeindrücke identifiziert werden. Dazu gehört der Eindruck der Abbildung 136 A (K 20) und der der Abbildung 136 D aus der Sammlung BOLD (Kaiserslautern), der 1974 von STAPF & SUES als Ichniotherium cottae-Fußeindruck beschrieben wurde:

Die Eindrücke sind fünfzehig und deuten plantigrade Handhaltung an. Die fünf Zehen können vollständig im Eindruck erscheinen, oder es sind nur die Zehen II und III vollständig und deutlich zu erkennen, während die Zehen IV und V nur mit ihrer Basis eingedrückt sind und Zeh I ganz fehlen kann. Die Zehen sind relativ schlank und ihre Längen nehmen von I nach IV gleichmäßig zu. Zeh V liegt zurück und wird nach außen abgespreizt. Die Zehen II, III und IV können parallel orientiert oder um 50 Grad gespreizt sein, der Zehenwinkel I/IV beträgt im Falle der Abbildung 136 D 52 Grad und I/V 102 Grad. Die Zehen enden stumpf und etwas verbreitert.

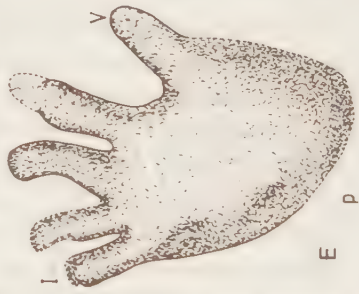
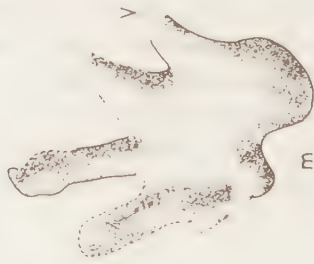
Die Sohle ist in antero-proximaler Richtung stark verlängert. Entsprechend einem hohen Außendruck ist ihr lateraler Abschnitt sehr tief eingedrückt und entsprechend scharf begrenzt. Die Begrenzung des medianen Sohlenabschnittes ist dagegen nur fließend. Proximal der Zehen IV und V kann ein fersenförmiger Eindruck ausgebildet sein. Deutliche Sohlen- oder Phalangenpolster sind nicht ausgebildet. Die größte Handlänge liegt bei 147 mm.

Variationsbreite:

In Abhängigkeit von der Sedimentbeschaffenheit und der Körpergröße der erzeugenden Tiere ergeben sich folgende morphologische Variationen:

1. Abbildungen 136 C, D, E Eindrücke sehr großer Tiere, Hand- und Fußlängen zwischen 100 und vermutlich mehr als 150 mm. Tiefe Eindrücke mit langgezogenen Sohlen. Durch das tiefe Einsinken in relativ weiches Sediment werden die Grenzen zwischen Fußsohle und Zehen weitgehend verwischt, so daß letzten Endes eine Kurzzehigkeit und eine andersartige Zehenkonfiguration vorgetäuscht wird. Für die Eindrücke der Abbildungen 136 C

Abb. 136:
 Verschiedene Überlieferungs-
 varianten von Dimetropus
 leisennerianus: A) K 20, ca.
 x 2,75; B) LET 258, ca. x
 2,65; C) K 20, ca. x 0,27;
 D) SHO-1, ca. x 0,5; E)
 SSN 2, ca. x 0,6. p=Fuß-
 eindruck, m=Handeindruck,
 I erster, V fünfter Zeh
 (von innen nach außen ge-
 zählt).



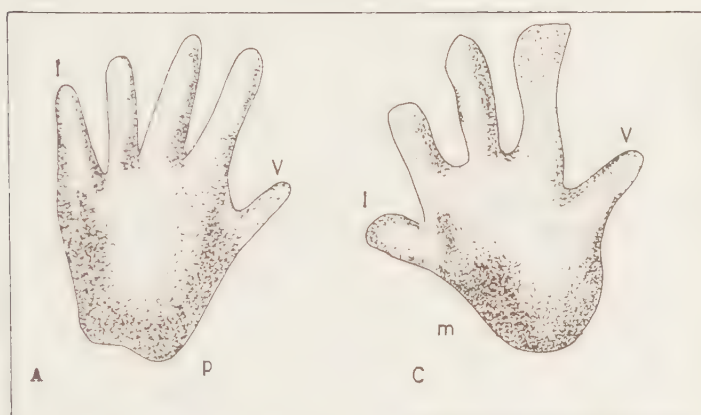


Abb. 137:

Dimetropus leisnerianus: A) Versuch der Rekonstruktion eines Fußeindrucks; C) Versuch einer Rekonstruktion eines Handeindrucks, beide ohne Maßstab.



Abb. 137 B:

Eis-Di-1, Fußeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).

lassen sich im Vergleich mit kleineren (auf den gleichen Maßstab gebrachten), nicht so tief eingetretenen Eindrücke die "wahren" Verhältnisse rekonstruieren (Abb. 137 A).

2. Abbildungen 136 A, B; 137 B: Eindrücke kleiner Tiere, Fußlängen zwischen 27 und 40 mm. Die Eindrücke sind maßig tief bis sehr flach eingetreten. Gegenüber den tief eingetretenen, großen Eindrücken wirken die Zehen länger und vergleichsweise schlanker. Die Sohle ist ebenso langgestreckt, läßt aber einen deutlichen fersenförmigen Eindruck vermissen und ist insgesamt flacher eingetreten, extrem flach bei Abb. 136 B, 137 B. Die proximale Sohlenbegrenzung läuft weniger stark konisch zu. Abbildung 137 A zeigt eine Rekonstruktion des Handeindrucks aus den Eindrücken der Abbildungen 136 A + D. Danach wird deutlich, daß Zeh IV in stärkerem Maße nach außen gekrümmt sein kann (wie in Abb. 136 A angedeutet) und Zeh I infolge des starken Außendruckes ausfallen kann, wie auch Teile des zentralen, proximalen Sohlenabschnittes.

Belastungsverhältnisse (Abb. 130-2):

Die Querschnitte der Abbildung 130-2 B zeigen eine relativ gleichmäßige Belastungsverteilung. Ein Schnitt in Höhe der Zehenbasis I zeigt diese zwar kräftig eingedrückt (a), aber auch die Basis von Zeh IV ist tief eingedrückt, von Zeh V sind bereits distalere Abschnitte abgebildet. In den distalen Zehenabschnitten (b) besteht ein leichtes Belastungsgefälle von innen nach außen. Insgesamt bedeuten diese Belastungsverhältnisse also, daß ein Fußbau mit Astragalus und Calcaneus vorliegen muß.

Der Längsschnitt der Abbildung 130-2 A zeigt einen sehr scharfen Eindruck des Tarsus. Zum Ende des Metatarsus bzw. zum proximalen Zehenabschnitt verflacht die Eindrucktiefe, um bis zur Zehenspitze sehr konstant zu bleiben. Und erst an der Zehenspitze ist wieder ein stärkerer Eindruck zu verzeichnen, der betragsmäßig dem Tarsuseindruck in etwa entspricht. Dieser scharf eingetretene Tarsus läßt vermuten, daß Tibia und Fibula relativ frei über dem Astragalus bzw. Calcaneus rotieren können, also eine cruro-tarsale Fußgelenkung besteht. Allerdings sind auch gewisse Bewegungen, etwa zwischen Tarsus und Metatarsus, nicht auszuschließen, vor allem aber wird das Körpergewicht nicht in vollem Umfang auf die distalen

Metatarsalia-Abschnitte übertragen. Die Zehen scheinen recht starr gebaut zu sein, ohne stärkere Bewegungsmöglichkeiten zwischen den Phalangen.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Es kann ein relativ konsolidierter Fußbau mit möglicherweise crurotarsaler Gelenkung vorliegen. Das Körpergewicht wird primär im Tarsus und den distalsten Zehenabschnitten aufgefangen, während die proximaleren Zehenabschnitte weniger stark belastet werden und sich relativ starr verhalten.

Schwanzschleifspur:

Es sind keine Anzeichen vorhanden, die auf eine Schwanzschleifspur hindeuten könnten.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung:

Da keine kompletten Fahrten vorliegen, ist eine weiterreichende Rekonstruktion der hypothetischen Körperrekonstruktionen nicht möglich. Wie eingangs erwähnt, läßt sich aus vorliegenden Fahrtenfragmenten eine scheinbare Rumpflänge von ca. 38,8 cm errechnen. Sollte es sich bei den Eindrücken der Abbildung 136 C um gegenüberliegende Fuß eindrücke handeln, was nach der Morphologie nicht auszuschließen wäre, so ließe sich eine Hinterextremitätenlänge von ca. 142,5 mm und eine Femurlänge von rund 43,6 mm berechnen. Eine Berechnung der Unterschenkelänge ist nicht möglich.

Nach den von HAUBOLD (1973, S. 22, Tab. 5) veröffentlichten Daten lassen sich aus den Dimetropus leisnerianus-Fahrten für die einzelnen Extremitätenabschnitte folgende Werte berechnen:

Femurlängen:	41,56 - 64,52 mm
Tib./Fib.-Längen:	24,26 - 34,00 mm
Humeruslängen:	42,74 - 62,04 mm
Rad./Ulna-Längen:	31,00 - 66,64 mm

Der coupling value reicht von 0,67 - 0,84.

Eine hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen über einer Fahrte nach einem Foto ist mir nicht möglich, da alle Fahrten durch Trockenrisse mehr oder weniger "gestört" sind. Was die relative Aktivität anbelangt, so müssen aufgrund des relativ hohen coupling values und der etwas ungünstigen Extremitätenproportionen von der Schnelligkeit und Behendigkeit gewisse Ab-

striche gemacht werden. Im Vergleich zu Gilmoreichnus brachydactylus etwa, der hier als die mit D. leisnerianus am nächsten verwandte Form betrachtet wird, dürfte D. leisnerianus relativ langsam und schwerfällig gewesen sein. Seiner Größe nach zu urteilen, dürfte er jedoch einen weit größeren Aktionsradius besessen haben, als die kleinere Form G. brachydactylus.

Zusammenfassend läßt sich sagen: der Erzeuger von D. leisnerianus-Fährten kann zwar relativ langsamer und schwerfälliger gewesen sein als die mit ihm konkurrierenden kleineren Reptilien, aber infolge seines vermutlich sehr viel größeren Aktionsradius standen ihm Lebensbereiche offen, die sich von low-land- bis in up-land-Bereiche erstreckt haben dürften.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Aufgrund des cruro-tarsalen Fußcharakters kommen in erster Linie Pelycosauria als Erzeuger in Betracht. Ein Vergleich der aus den Fährten des Thüringer Materials errechneten Längen für die einzelnen Extremitätenabschnitten mit den von ROMER & PRICE (1940, S.470-471, Tab. 5) veröffentlichten Daten erbringt erstaunliche Übereinstimmungen mit Haptodus macrourus und baylei. Die einzelnen Daten für diese sind:

<u>H. macrourus</u>		<u>H. baylei</u>
Femurlänge:	52 mm	51 mm
Tib.-Länge:	38 mm	36 mm
Fib.-Länge:	38 mm	37 mm
Tib./Fem.:	0,73	0,70
Humeruslänge:	53 mm	48 mm
Radiuslänge:	--	38 mm
Ulnalänge:	--	--
Rad./Hum.:	--	0,79

Die aus den Fährten errechneten Daten für die Verhältnisse von Unterschenkel/Oberschenkel schwanken zwischen 0,37 und 0,70, die für Unterarm/Oberarm zwischen 0,72 und 1,07.

Diese Übereinstimmungen scheinen mir weitreichend genug zu sein, um Haptodus als einen möglichen Erzeuger der Dimetropus leisnerianus-Fährten in Betracht zu ziehen. Morphologische Bedenken bestehen sicher nicht, da allgemein bei den Sphenacodontia relativ langgestreckte Astragali und Calcanei Fußindrücke mit ähnlich langen Sohlen wie bei D. leisnerianus erwarten lassen. Auch HAUBOLD (1973,

S. 22) ordnet Dimetropus carnivoren Pelycosauria, speziell den Sphenacodontia zu.

3.3.14. Palmichnus renisus SCHMIDT 1959; (Abb. 134-2; 138-140):

1959 Palmichnus renisus n.sp. - SCHMIDT, Die Cornberger Fahrten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung: S. 49, Abb. 14, Taf. 3 (1,2).

1971 P. renisus - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium: S. 31, Abb. 19 (3).

1973 P. renisus - HAUBOLD, Die Tetrapodenfahrten aus dem Perm Europas: S. 13, Abb. 3 (5), Tab. 2.

1974 P. renisus - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfahrten: S. 90, 91, 93, Abb. 57, (3); 58 (1,2).

Holotypus: MBr 1

Locus typicus: Rockensüß, Hessen, BRD.

Stratum typicum: Cornberger Sandstein, Oberrotliegendes, Unter-Perm.

Material: Nie-Pa-1, Nie-Pa-2, Nie-Pa-3, Nie-Pa-4, Nac-Pa-1.

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Rheinhessen, mittlerer und oberer Abschnitt des Rötelschiefers (Nahe Gruppe).

Beschreibung:

Fahrtenanordnung und Proportionen: Eine die Fahrtenanordnung und Proportionen betreffende Aussage ist wegen des geringen Materialumfanges nur dahingehend möglich, daß die Handeindrücke relativ dicht vor den Fußeindrücken liegen. Wie stark dies variieren kann, muß dahingestellt bleiben.

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 138 A, C; 139 B):

Es liegen insgesamt nur drei verwertbare Fußeindrücke vor, von denen jedoch keiner ganz vollständig ist. Einen weitgehend vollständigen Fußeindruck zeigt die Abbildung 138 C: Die Ausbildung des fünfzehigen Eindruckes läßt auf semiplantigrade Fußhaltung schließen. Aussagen über die Längenverhältnisse der Zehen sind nicht möglich, da offensichtlich nur die proximalen Abschnitte der Zehen I bis IV deutlich sichtbar eingedrückt sind. Jedoch zeichnet sich in Abbildung 138 A eine recht gleichmäßige Längenzunahme von

Zeh I bis IV ab. Zeh V liegt weit zurück und scheint recht lang zu sein (Abb. 139 B). Die Spreizung der Zehen ist recht variabel, der Zehenwinkel I/IV kann rund 123 Grad oder auch nur um 50 Grad betragen.

Die Zehen III und IV können mit ihren distalen Abschnitten nach innen gebogen sein. Die Zehen scheinen rund zu enden ohne irgendwelche Hinweise auf eine Bewehrung mit Klauen oder Krallen.

Die Fußsohle scheint von rechteckiger Gestalt, wobei je nach Belastung ihr innen gelegener, medianer oder der außen gelegene, laterale Bereich deutlicher im Eindruck erscheint. Ihre proximale Begrenzung ist meist sehr undeutlich fixiert. Es sind Anzeichen vorhanden, die darauf hinweisen, daß eine Teilung der Fußsohle in einen proximal von Zeh V und in einen proximal der Zehen I bis IV gelegenen Abschnitt, ähnlich wie bei dem Holotypus, möglich ist. Im Falle der Abbildung 138 A beispielsweise ist der proximale Abschnitt von Zeh V und der angrenzende Sohlenbereich bevorzugt belastet.

Die Fußlänge kann rund 27 mm betragen. Sohlen- oder Phalangenpolster zeichnen sich nicht ab.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 138 B; 139 A, B):

Es liegen insgesamt drei Handeindrücke in plumper Erhaltung vor, von denen Abbildung 138 B die artspezifischen Merkmale am deutlichsten zeigt. Der Handeindruck ist fünfzehig mit mehr oder weniger gleichmäßiger Längenzunahme der Zehen von I nach IV. Die Zehen wirken sehr kräftig mit teilweise deutlicher kugeligter Verdickung der Zehenspitzen. Zeh V liegt etwas zurück und ist in etwa so lang wie Zeh II. Die proximalen Zehenabschnitte sind nicht deutlich voneinander zu trennen. Die Zehenspreizung ist weitgehend variabel, der Zehenwinkel I/IV kann ca. 90 bis 107 Grad und I/V rund 125 bis 170 Grad betragen. Im Falle der Abbildung 138 B sind einige Hinweise vorhanden, die auf eine Bewehrung der Zehen mit Krallen schließen lassen könnten.

Da die Zehen nicht deutlich von der Sohle zu trennen sind, wirkt die Handsohle sehr kräftig, rechteckig bis quadratisch. Ihre mediane, proximale und laterale Begrenzung ist sehr unscharf. In allen Fällen scheint der proximal von Zeh V gelegene Sohlenbereich bevorzugt belastet und es sind ebenfalls in allen Fällen Anzeichen vorhanden, die eine morphologische Trennung dieses Sohlenab-

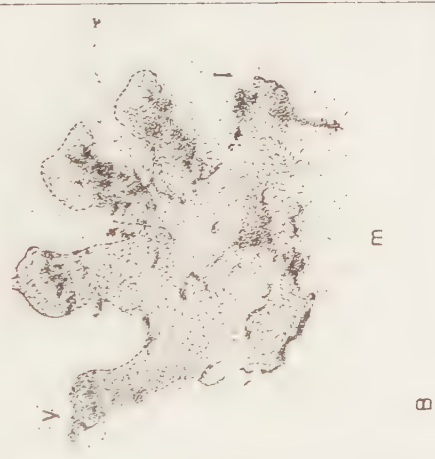


Abb. 128:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von *Naomichnus renissus*: A) Naomichnus renissus, ca. x 2,6; B) Nie-Pa-2, ca. x 2,6; C) Nie-Pa-4, ca. x 2,8. p = Fußeingdruck, m = Handeingdruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).



Abb. 139:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Palminchus remius: A) Nie-Pa-3, ca. x 2,9; B) Nie-Pa-1, ca. x 2,5. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).

schnittes von dem proximal der Zehen I bis IV gelegenen Sohlenbereich als wahrscheinlich erscheinen lassen. Im Gesamtumriß wirkt der Handeindruck rechteckig bis subquadratisch. Proximal des V. Zehes könnte ein sehr kräftiges Sohlenpolster gelegen sein (vgl. Abb. 138 B).

Variationsbreite:

Der geringe Materialumfang erlaubt keine Aussagen über die mögliche Variationsbreite.

Belastungsverhältnisse (134-2):

Die Querschnitte durch einen Fußeindruck in Abbildung 134-2 B zeigen eine relative Überbelastung des äußeren gegenüber dem inneren Fußbereich. Dies kommt besonders deutlich in einem Querschnitt zum Ausdruck, der ungefähr in Höhe der Zehenbasen (a) geführt wurde. In den distalsten Zehenabschnitten tritt die größte Belastung bei Zeh IV auf (b). Diese Querschnitte sprechen für einen reptilomorphen Fußbau, bei dem sich ein größerer Anteil des Belastungsdruckes im postaxialen Fußabschnitt summieren kann.

Die Längsschnitte in Abbildung 134-2 A liefern keine Hinweise auf eine cruro-tarsale Fußgelenkung. Die deutliche Druckentlastung bei der gestrichelten Kurve proximal von dem mit MT gekennzeichneten Ende des Metatarsalabschnittes deutet auf eine funktionelle Gelenkung zwischen Tarsalia und Metatarsalia hin. Dagegen deutet die durchgezogene Kurve eher eine größere Beweglichkeit zwischen Metatarsalia und freien Phalangen an. Bewegungen werden wohl in beiden Positionen möglich gewesen sein. In keinem Falle wird das Körpergewicht auf die distalsten Zehenabschnitte übertragen.

Zusammenfassend läßt sich also sagen: nach den Belastungsverhältnissen sind die Fahrtenerzeuger unter Reptilien zu suchen, deren funktionelle Fußgelenkung wahrscheinlich in primitiver Position liegt, womit die Pelycosauria nicht in Frage kommen.

Schwanzschleifspur:

Eine Schwanzschleifspur konnte bisher nicht nachgewiesen werden.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 140):

Anhand des rheinhessischen Materials ist ein Versuch der Rekonstruktion der hypothetischen Körperproportionen nicht möglich. Deshalb

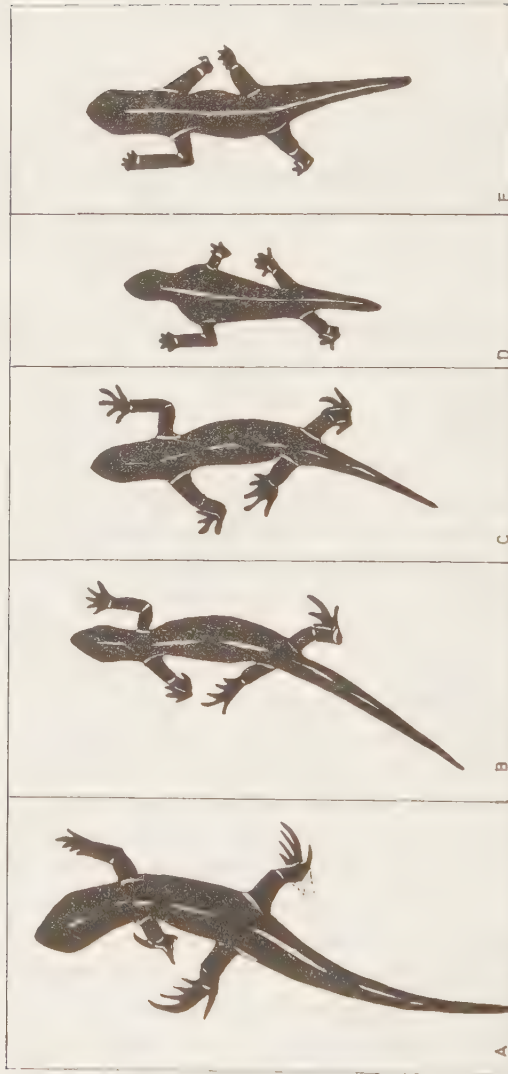


Abb. 140:

Hypothetische Rekonstruktionen der Körperproportionen möglicher Fährten-
 erzeuger des Cornberger Sandsteins und teilweise des Böttelschiefers:
 A) Anhomelichnus (Akropus diversus); B) Phalangichnus alternans; C) Palmichnus renissus; D) Chelichnus duncani; E) Laoporus (Chelichnus) ambiguus. Alle Rekonstruktionen nach Abbildungen bei SCHMIDT 1939 und
 etwa $\times 0,23$.

wurde dieser Versuch mit Hilfe der Abbildung bei SCHMIDT (1959, S. 49) unternommen, unter Verwendung folgender Daten:

Rumpflänge:	108,00 mm	coupling value: 0,69
Femurlänge:	20,66 mm	Unter-/Oberschenkel: 0,58
Tib./Fib.-Länge:	12,01 mm	Unter-/Oberarm: 1,15
Fußlänge:	34,80 mm	Humerus/Rumpflänge: 0,25
Humeruslänge:	26,86 mm	
Rad./Ulna-Länge:	30,90 mm	
Handlänge:	30,00 mm	

Daraus resultiert ein relativ schlankes Tier (Abb. 140 C) mit einer ungefähren Schultergürtelbreite von 30 mm und einer Beckengürtelbreite von 24 mm. Die Vorderextremitäten sind beträchtlich länger als die Hinterextremitäten, was zur Folge haben mußte, daß sich das Glenoid während bestimmter Lokomotionsphasen in einer Höhe von knapp 17 mm, das Acetabulum aber nur in einer Höhe von 13 mm befindet. Dieses Ansteigen der funktionellen Körperlängsachse von caudal nach cranial würde für die Hinterextremitäten einen erhöhten Kraftaufwand während der Lokomotion bedeuten; eventuell resultiert aus diesem erhöhten Kraftaufwand in Verbindung mit der Auswärtsdrehung der Fußachse die zu beobachtende Überbelastung des äußeren Fußabschnittes. Eine Rekonstruktion mit den oben genannten Daten setzt keine oder nur geringe laterale Körperundulationen während der Lokomotion voraus.

Was die Aktivitätsbeurteilung anbelangt, so liegt der Projektionspunkt von Palmichnus renisus in dem Schema der Abbildung 168 zwischen Lacerta agilis und der kleineren der beiden in den Rezentversuchen untersuchten Mauereidechsen, würde also auch in seiner Aktivität - gemessen an diesen rezenten Reptilien - eine Mittelstellung einnehmen. Allerdings beruht die Schnelligkeit und Behendigkeit dieser rezenten Lacertilien auf umgekehrten Voraussetzungen wie bei Palmichnus. Bei den Mauereidechsen etwa sind die Hinterextremitäten sehr viel länger als die Vorderextremitäten. Allerdings kann der Palmichnus-Erzeuger gerade durch seine längeren Vorderextremitäten - einen erhöhten Kraftaufwand der Hinterextremitäten vorausgesetzt - eine Entlastung des vorderen Rumpfabschnittes und damit eine größere Behendigkeit erzielen.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Nach den Belastungsverhältnissen der Hinterextremitäten und den fünfzehigen Handeindrücken sind die Fährtenenerzeuger unter den Reptilien zu suchen. SCHMIDT (1959, S. 48) sieht in der besonderen Druckverteilung bei Palmichnus ein Vorstadium des Chirotherium-Fußes und bezieht deshalb diese Fährte vermutungsweise auf Eosuchier. Diese besondere Druckverteilung kann aber auch in einem primitiveren Tarsus aus oben genannten Gründen zustande kommen. Außerdem weist ROMER (1956, S. 393) darauf hin, daß zwar ursprünglich der Hauptanteil des Körpergewichtes von der Tibia an den Tarsus weitergeleitet wird und somit zu erwarten wäre, daß er sich hauptsächlich auf die inneren drei Zehen auswirkt. Da aber der Tibia-Druck nicht direkt longitudinal, sondern in einem Winkel am Tarsus angreift, und Astragalus und Calcaneus sehr eng aneinandergesetzt sind, somit also als eine funktionelle Einheit arbeiten, wird ein Teil des Druckes auch an den Calcaneus weitergegeben. Über den Calcaneus wird der Belastungsdruck dann auch auf den postaxialen Fußabschnitt übertragen. Betrachtet man sich etwa den Tarsus von Captorhinus, so scheint es durchaus möglich, daß ein erheblicher Anteil des Druckes direkt von der Fibula an den äußeren Fußabschnitt weitergeleitet wird, und zwar besonders dann, wenn die funktionelle Körperachse von caudal nach cranial ansteigt und die Hinterextremitäten bei auswärts gerichteter Fußachse eine erhöhte Leistung aufbringen müssen. Damit kann sich im lateralen Fußabschnitt ein beachtlicher Belastungsdruck aus Tibia- und Fibula-Anteil summieren. In einem stark nachgebendem Medium (wie etwa lockerer Sand) können somit Eindrücke entstehen, bei denen die Zonen stärkerer und schwächerer Belastung morphologisch voneinander getrennt sind.

Wichtig ist weiterhin, daß der Humerus offensichtlich länger als das Femur ist. Solche Verhältnisse kann man in Ansätzen bereits bei den romeriiden Captorhinomorphen finden. Nach CARROLL & BAIRD (1972, S. 336) ist bei Anthracodromeus longipes das Femur geringfügig kürzer als der Humerus, was die Autoren als "a very surprising feature among primitive tetrapods" bezeichnen.

OLSON (1976, S. 16) gibt für den captorhinomorphen Paleothyris ein Verhältnis Humerus-Länge zur Länge der praesakralen Wirbel-

säule von ca. 0,25 an, wie es sich auch aus der hypothetischen Rekonstruktion des möglichen Erzeugers von Palmichnus-Fährten ableiten läßt. Dieser hypothetischen Rekonstruktion liegt auch ein sehr niedriges Verhältnis Unter-/Oberschenkel zu Grunde, wie es durchaus für Captorhinomorphen typisch zu sein scheint. Allerdings liegt das Verhältnis von Unter-/Oberarm sehr viel höher, was entweder eine Fehlberechnung darstellt oder auf eine Spezialisierung hindeutet. Zusammenfassend läßt sich sagen:

Meines Erachtens können spezialisierte Vertreter der Captorhinomorpha nicht als Erzeuger der Palmichnus renisus-Fährten ohne weiteres ausgeschlossen werden. Morphologische Bedenken bestehen nicht. Die allgemeinen Charakteristika der Palmichnus-Fährten können durchaus mit einem Fußskelett vom Captorhinus-Typus in Übereinstimmung gebracht werden. Davon abweichende Merkmale sind zum einen auf den Grad der Spezialisierung des Fährtenerszeugers zurückzuführen, zum anderen aber auch auf das überliefernde Medium (des Cornberger Sandsteines etwa).

3.3.15. Phalangichnus cf. simulans SCHMIDT 1959; (Abb. 141; 143-3):

- 1959 Phalangichnus simulans n.sp. - SCHMIDT, Die Cornberger Fahrten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung: S. 44, Abb. 11, Taf. 2 (3,4).
- cf. 1970 cf. Procolophonichnium microdactylum - MÜLLER, Neue Tetrapodenfahrten aus dem terrestrischen Zechstein: S. 108, Taf.1.
- 1971 Phalangichnus simulans - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium: S. 31, Abb. 19 (4).
- 1973 P. simulans - HAUBOLD, Die Tetrapodenfahrten aus dem Perm Europas: S. 14, Abb. 3 (2).
- 1974 P. simulans - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfahrten: S. 90, 93, Abb. 57 (1).

Holotypus: MiC 6-P 135

Locus typicus: Cornberg, Hessen, BRD

Stratum typicum: Cornberger Sandstein, Oberrotliegendes, Unter-Perm.

Material: Nac-Ph-1, Nie-Ph-1.

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Rheinhessen, mittlerer und oberer Abschnitt des Rötelschiefers (Nahe Gruppe).

Beschreibung:

Fahrtenanordnung und Proportionen: Da bisher nur Einzelfahrten vorliegen, kann hierzu lediglich gesagt werden, daß Hand- und Fuß-eindrücke offensichtlich sehr dicht aufeinanderfolgen.

Morphologie der Fuß eindrücke (Abb. 141):

Es liegt bisher nur ein weitgehend vollständiger Fußeindruck vor (Abb. 141 B), der jedoch die für Phalangichnus wichtigen Merkmale deutlich erkennen läßt. Diese charakteristische Zehenanordnung zeigt auch eine leider nur unvollständig überlieferte Einzelfährte (Abb. 141 A). Der Eindruck ist fünfzehig; von den fünf Zehen sind die Zehen I bis IV einigermaßen deutlich zu erkennen, lediglich die Basis der Zehen kann nicht festgelegt werden. Von Zeh V ist nur ein schwacher Eindruck seiner Spitze zu erkennen. Die Zehenbasen scheinen von I nach IV in aufsteigender Reihe gestaffelt zu sein, Zeh V ist von dieser Reihe nach hinten versetzt und offensichtlich schwach nach außen gespreizt. Die Zehen I bis IV sind nahezu parallel orientiert und die Zehenspitzen II, III und IV



Abb. 141:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von Phalanginus cf. simulans: A) Nie-Ph-1, ca. x 2,6; B) Nac-Ph-1, ca. x 2,7. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).

können durch eine annähernd gerade Linie miteinander verbunden werden. Wie beim Cornberger Holotypus konvergieren die Zehenspitzen III und IV ein wenig. Die Spitze des IV. Zehes ist "hakenförmig" nach innen ausgezogen. Vermutlich handelt es sich hier wie bei Zeh I eher um eine Gleitspur als um einen Hinweis auf eine Bewehrung der Zehen durch Krallen oder Klauen. Die im Gegensatz zur Fußsohle sehr stark eingedrückten Zehen lassen auf digitigrade Fußhaltung schließen.

Die Begrenzungen der leicht eingedrückten Fußsohle stellen mehr oder weniger deutlich ein Parallelogramm dar, wobei die längeren Seiten in etwa parallel zu der Verbindungslinie der Zehenspitzen verlaufen. Es ist jedoch zu vermuten, daß die Fußsohle nicht vollständig eingedrückt ist und sie in vollständiger Ausbildung von annähernd quadratischer Gestalt ist.

Sohlen- oder Phalangenpolster zeichnen sich nicht ab. Der Fußeingdruck ist ungefähr 38 mm lang und 35 mm breit.

Monologie der Handeindrücke (Abb. 141 A):

Bei der Einzelfährte der Abbildung 141 A kann nicht mit Sicherheit gesagt werden, welches der Fuß- und welches der Handeindruck ist. Aufgrund der starken Auswärtsorientierung kann angenommen werden, daß der hintere der beiden Eindrücke vom Fuß stammt. Bei dem vorne liegenden ?Handeindruck sind im wesentlichen nur die Zehenspitzen I bis IV zu erkennen, die exakt in einer von I nach IV ansteigenden Reihe angeordnet sind. Die Verbindungslinie der Zehenspitzen I-IV des vorderen Eindruckes divergiert um etwa 35 Grad nach außen von der Verbindungslinie des hinteren Eindruckes. Im übrigen scheint die Morphologie des Handeindruckes der des Fußeindruckes zu entsprechen, mit der Ausnahme, daß Zeh I und IV offensichtlich stärker divergieren (etwa 43 Grad).

Variationsbreite:

Aufgrund des geringen Materialumfanges kann nichts über eine mögliche Variationsbreite ausgesagt werden.

Belastungsverhältnisse:

Die Querschnitte durch einen Fußeingdruck in Abbildung 142-3 B zeigen im Niveau der Zehenbasis V eine ausgeglichene Belastungsverteilung zwischen prä- und postaxialem Fußbereich (a). In den



Abb. 142-3:
Eindrucktiefen der
Hinterextremitäten
von Phalangichnus of
simulans.

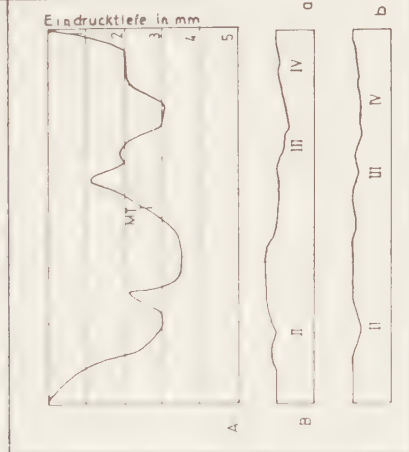


Abb. 142-2:
Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von cf. Chelichnus sp.



Abb. 142-1:
Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von Anhomelichnium sp.

A) Längsschnitte, B) Querschnitte; px=proximal, d=distal, MT=Ende des Metatarsalabschnittes, die römischen Ziffern in B geben die Zehenpositionen und a-b die Aufeinanderfolge der Querschnitte von proximal nach distal an.

distalen Zehenabschnitten konzentriert sich der Belastungsdruck vornehmlich auf Zeh III (b). Insgesamt spricht diese Belastungsverteilung für einen reptilomorphen Fußbau mit einer Tendenz zur Konzentrierung der Belastung im zentralen Fußbereich.

Der Längsschnitt durch einen Fußabdruck in Abbildung 142-3 A zeigt die größte Eindrucktiefe im proximalsten Tarsus-Bereich. Zum mittleren Tarsus-Bereich hin nimmt die Eindrucktiefe stark ab, um anschließend über eine kurze Strecke hinweg relativ konstant zu bleiben. Dies dürfte ungefähr dem Grenzbereich Tarsalia/Metatarsalia entsprechen. Zum Ende des mit MT gekennzeichneten Metatarsal-Abschnittes hin geht die Eindrucktiefe bis auf Null zurück. In den proximaleren Zehenabschnitten nimmt sie wieder zu, um von den mittleren bis distalsten Zehenabschnitten relativ konstant zu bleiben. Entsprechend diesen Belastungsverhältnissen scheint eine eingeschränkte Bewegungsmöglichkeit zwischen Tarsalia und Metatarsalia vorzuliegen, die eigentliche funktionelle Fußgelenkung scheint jedoch zwischen Metatarsalia und freien Phalangen zu liegen. Eine cruro-tarsale Fußgelenkung scheint demnach keine Rolle zu spielen, so daß die Fährtenenerzeuger eher unter den Cotylosauria als unter den Pelycosauria vermutet werden können.

Schwanzschleifspur:

Eine Schwanzschleifspur konnte bisher noch nicht nachgewiesen werden.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 140 B):

Das bisher vorhandene rheinhessische Material reicht für einen Versuch, die Körperproportionen zu rekonstruieren nicht aus. Deshalb werden die Abbildungen SCHMIDT's (1959) dafür herangezogen. Die ungewöhnliche Fahrtenanordnung bei Phalangichnus simulans (SCHMIDT 1959, S. 44, Abb. 11) macht mir eine Interpretation der Körperproportionen unmöglich. Für Phalangichnus alternans dagegen scheint mir folgende Interpretation der Körperproportionen (Abb. 140 B) möglich zu sein:

Rumpflänge:	108,00 mm	coupling value: 0,71
Femurlänge:	23,76 mm	Unter-/Oberschenkel: 0,49
Tib./Fib.-Länge:	11,87 mm	Unter-/Oberarm: 1,32
Fußlänge:	42,01 mm	Humeruslänge/Rumpflänge: 0,20
Humeruslänge:	22,38 mm	

Rad./Ulna-Länge: 29,75 mm

Handlänge: 21,00 mm

Daraus resultiert ein schlankes Tier mit einer Schulter- bzw. Beckengürtelbreite von ca. 21 mm. Glenoid und Acetabulum können sich während bestimmter Lokomotionsphasen in einer Höhe von ca. 14 bzw. 15 mm befunden haben. Daraus resultiert eine geringe Neigung der Körperachse nach cranial. Eine Rekonstruktion mit den genannten Daten setzt keine oder nur geringe laterale Körperundulationen während der Lokomotion voraus.

Was die Aktivitätsbeurteilung betrifft, so liegt in dem Schema der Abbildung 168 der Projektionspunkt von Phalangichnus dicht bei dem von Palmichnus, so daß sich diese beiden Formen in ihrer lokomotorischen Leistungsfähigkeit durchaus entsprechen können.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Nach den Belastungsverhältnissen und den fünfzehigen Handeindrücken sind die Fahrten erzeuger möglicherweise unter den Cotylosauria zu suchen. Die Morphologie der Eindrücke läßt unmittelbar an romeriide Captorhinomorphen denken. Sehr überraschend sind einige Übereinstimmungen in den aus den Phalangichnus-Fahrten errechneten und den von CARROLL & BAIRD (1972, S. 354, Tab. 1) für Hylonomus lyelli angegebenen Daten, wie etwa Länge der praesakralen Wirbelsäule = 108 mm, Humeruslänge = 20 mm, Radiuslänge = ?, Femurlänge = 22 mm, Tibialänge = 11 mm und Fibulalänge = 12 mm. Daraus lassen sich folgende Verhältnisse berechnen:

Tibia/Femur = 0,50

Humeruslänge/Länge der präsakralen Wirbelsäule = 0,185.

Da keine Angaben über die Radiuslänge gemacht werden, kann das Verhältnis Radiuslänge/Humeruslänge nicht berechnet werden. Aus den Daten der übrigen angegebenen Romeriiden lassen sich allerdings Verhältnisse errechnen, die bis maximal 0,68 (Brouffia orientalis). Somit besteht natürlich eine erhebliche Diskrepanz in diesem Kriterium zwischen den Romeriiden und dem hypothetischen Erzeuger der Phalangichnus-Fahrten. Aufgrund der zahlreichen Übereinstimmungen ist es jedoch nicht auszuschließen, daß die Phalangichnus-Fahrten von mit romeriiden Captorhinomorphen sehr eng verwandten Formen erzeugt wurden.

Hinsichtlich einer osteologischen Zuordnung meint SCHMIDT (1959, S. 41), daß "in erster Linie an einen der vielen schlanken Cotylosaurier zu denken ist".

3.3.16. Anhomoiichnium sp. DOZY 1935 (Abb. 140 A; 142-1; 143):

1935 Anhomoiichnium n.g. - DOZY, Einige Tierfährten aus dem Unteren Perm der Bergamasker Alpen: S. 46.

Generotypus: Anhomoiichnium orobicum (Rijksmuseum voor Geologie en Mineralogie Leiden, Niederlande, St. 20 805)

Locus typicus: Ob. Brembo Tal, Bergamasker Alpen, Prov. Bergamo, Italien.

Stratum typicum: Collio Schichten, Unt. Perm.

Material: Nie-An-1; Nie-An-2; Nie-An-3.

Zeitliche und räumliche Verbreitung: Rheinhessen, mittlerer Abschnitt des Rötelschiefers (Nahe Gruppe).

Beschreibung:

Fährtenanordnung und Proportionen: Hinsichtlich der Fährtenanordnung und der Proportionen ist anhand des rheinhessischen Materials keine Aussage möglich.

Morphologie der Fußindrücke (Abb. 143 A):

Den vollständigsten Fuß Eindruck zeigt die Abbildung 143 A. Es handelt sich dabei um einen sehr kleinen Eindruck von maximal 15 mm Länge. Der Eindruck ist fünfzehig und läßt auf subdigitigrade Fußhaltung schließen. Die Längenverhältnisse der Zehen können nicht eindeutig geklärt werden, es hat aber den Anschein, daß die Zehen von I nach IV recht gleichmäßig an Länge zunehmen. Zeh V allerdings scheint nahezu so lang wie IV zu sein.

Die Zehenstellung kann als außergewöhnlich bezeichnet werden. Die Zehen I und V schließen zwischen sich einen Winkel von 150 Grad ein, dessen ungefähre Mitte von den Zehen II, III und IV eingenommen wird. Diese bilden untereinander eine stark divergierende, strahlige Konstellation. Der Zehenwinkel I/IV beträgt rund 90 Grad. Es gibt keinen eindeutigen Hinweis einer Bewehrung der Zehen mit Krallen oder Klauen.

Die Basen der Zehen I bis V scheinen in Annäherung auf einem Halbkreis zu liegen.

Der Sohleneindruck fehlt weitgehend.

Morphologie der Handindrücke:

Bei dem Material der Abbildung 143 A ist der Handeindruck äußerst unvollständig. Rückschlüsse auf die Morphologie sind deshalb nicht



A



B

Abb. 143:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von *Anhemom-
 lichnium* sp.: A) Nie-An-1, ca. x 2,6; B) Nie-An-2,
 ca. x 2,7. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster,
 V fünfter Zeh. (von innen nach außen gezählt).

möglich. Die Art des Eindruckes deutet eine Tendenz zu plantigrader Haltung an. Etwas vollständigere Handeindrücke, die jedoch bestenfalls auch nur zwei Zeheneindrücke zeigen, erinnern stark an Dromopus lacertoides.

Variationsbreite:

Der Materialumfang ist zu gering, um gültige Aussagen über eine mögliche Variationsbreite zu treffen. Erschwerend kommt hinzu, daß das überliefernde Medium des sogenannten Rötelschiefers, ein rotes, siltig-toniges, im Augenblick der Fährtenherzeugung wohl relativ weiches Material, Dromopus- und Anhomoiichnium-Fährten in derselben speziellen Erhaltung überliefert, so daß vielfach eine Trennung dieser Fährtenarten nicht möglich ist. Wie aus den Rezentversuchen deutlich wird, führt weicher siltig-toniger Untergrund zu einer Reduzierung der abgebildeten Zehenzahl. So sind hier selten mehr als zwei Zehen im Eindruck sichtbar und diese oft nicht einmal vollständig. Ein gutes Beispiel hierfür stellt die Abbildung 143 B dar. Der hinten liegende Fuß Eindruck zeigt den sehr langen, nach außen umgebogenen V. Fußzeh vollständig und den proximalen Abschnitt des IV. Fußzehes. Die charakteristische Stellung dieser beiden Zehen läßt darauf schließen, daß der Fuß insgesamt sehr stark nach außen "rotiert" ist, wie dies für Anhomoiichnium-Fährten typisch zu sein scheint. Im Gegensatz zum Fuß Eindruck erscheint die Hand nach innen gedreht. Er zeigt möglicherweise Zeh IV, der wie bei Dromopus lacertoides hakenförmig nach innen gekrümmt ist. Der innen liegende hakenförmige "Fortsatz" setzt der Deutung einige Schwierigkeiten entgegen, es könnte sich eventuell um den basalen Abschnitt von Zeh III handeln. Speziell diese Erhaltung des Handeindruckes ist typisch für den Rötelschiefer. Liegen solche Handeindrücke isoliert vor, kann kaum gesagt werden, ob es sich um Dromopus- oder Anhomoiichnium-Fährten handelt. Erst der hinter dem Handeindruck liegende Fuß Eindruck läßt durch seine charakteristische Auswärtsdrehung auf Anhomoiichnium schließen.

Belastungsverhältnisse (Abb. 142-1):

Der Querschnitt durch einen Fuß Eindruck in Abbildung 142-1 B zeigt im Niveau der proximalen Zehenabschnitte eine Konzentration der Belastung auf die Zehen III und IV. Man kann also durchaus einen reptilomorphen Fußbau annehmen.

Der Längsschnitt durch einen Fußeindruck in Abbildung 142-1 A zeigt einen sehr flachen Eindruck des Tarsus-Metatarsus-Bereiches mit einer deutlichen Druckentlastung, die etwa einer Position zwischen Tarsalia und Metatarsalia zuzuordnen sein dürfte. In den proximalen bis mittleren Zehenabschnitten steigt die Belastung sehr stark an, um gegen die distalsten Zehenabschnitte wieder abzunehmen. Diese Belastungsverhältnisse deuten nicht auf einen crurotarsalen Fußbau hin, sondern eher darauf, daß die funktionelle Fußgelenkung noch in primitiver Position, also zwischen Tarsalia und Metatarsalia liegt.

Schwanzschleifspur:

Eine Schwanzschleifspur konnte an dem rheinhessischen Material bisher nicht nachgewiesen werden. Der Holotypus von Anhomoiichnium (Akropus) diversum aus dem Cornberger Sandstein zeigt dagegen eine breite, gerade Schwanzschleifspur.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 140 A):

Anhand des vorhandenen rheinhessischen Materials können die Körperproportionen nicht rekonstruiert werden. Deshalb wird eine Rekonstruktion nach dem Holotypus von Anhomoiichnium (Akropus) diversum versucht. Aus dieser Fahrt lassen sich folgende Daten berechnen:

Rumpflänge:	96,50 mm	coupling value: 0,54 Unter-/Oberschenkel: 0,44 Unter-/Oberarm: 0,89 Humerus-/praesakraler Rumpfl.: 0,24
Femurlänge:	31,28 mm	
Tib./Fib.-Länge:	13,90 mm	
Fußlänge:	57,00 mm	
Humeruslänge:	23,25 mm	
Rad./Ulna-Länge:	20,70 mm	
Handlänge:	32,00 mm	

Einen ungefähren Eindruck dieser hypothetischer Körperproportionen liefert die Abbildung 140 A. Fahrtenerzeuger kann ein relativ schlankes Tier mit sehr viel längeren Hinter- als Vorderextremitäten gewesen sein. Dementsprechend können sich Glenoid bzw. Acetabulum während gewisser Lokomotionsphasen in verschiedener Höhe befunden haben (14,6 bzw. 19,6 mm). Die Rekonstruktion mit den angegebenen Daten setzt keine oder nur geringe laterale Körperundulationen während der Lokomotion voraus.

Nach dem sehr geringen coupling value und dem relativ hohen Verhältnis von Unter-/Oberschenkellänge sind die Erzeuger der Anhomoiichnium (Akropus) diversum-Fährten unter den aktiven Tieren zu suchen. Allerdings scheint mir - quadrupede Lokomotion vorausgesetzt - die Diskrepanz in den Proportionen zwischen Vorder- und Hinterextremitäten zu groß zu sein, um den möglichen Fährtenerzeugern ein hohes Maß an Beweglichkeit zuzugestehen. Die sehr viel längeren Hinter- als Vorderextremitäten lassen eine Adaptation zur bipeden Lokomotion möglich erscheinen. Überprüft man jedoch bei rezenten Lacertiliern, welche zur bipeden Lokomotion befähigt sind, die Verhältnisse von Tibia/Femur, so zeigt es sich, daß diese Verhältnisse wesentlich höher liegen als das aus der Anhomoiichnium (Akropus) diversum-Fährte berechnete Unterschenkel-/Oberschenkel-Verhältnis (vgl. SNYDER, 1954, S. 6, Tab. 2). Bipede Lokomotion scheint also für den hypothetischen Fährtenerzeuger nicht möglich gewesen zu sein.

Zusammenfassend läßt sich etwa sagen: Der mögliche Erzeuger der Anhomoiichnium-Fährten kann durchaus ein Tier von lacertoidem Habitus gewesen sein, wobei allerdings einige, die Aktivität betreffende Abstriche (im Vergleich zu rezenten Lacertiliern) zu machen sind.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

HAUBOLD (1973, S. 28) führt Anhomoiichnium-Fährten auf "Lepidosaurier" zurück. Nach meinen bisherigen Erfahrungen zeigen diese aber sehr viel höhere Tibia/Femur-Verhältnisse. Sollte das hier hypothetisch angenommene Verhältnis von Unter-/Oberschenkel von 0,44 nur annähernd zutreffend sein, so wären die Erzeuger eher unter romeriiden Captorhinomorphen bzw. diesen sehr nahe stehenden (möglicherweise bisher unbekannten) Formen zu suchen.

Morphologische Bedenken gegen eine solche Zuordnung bestehen sicher nicht, da die bisher bekannten Romeriiden in ihrem Fußbau durchaus den lacertoiden Typus repräsentieren.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Nach den Belastungsverhältnissen, den Proportionen der Hinterextremitäten und dem allgemeinen lacertoiden Habitus müssen romeriide Captorhinomorphen bzw. diesen sehr nahestehenden Formen als mögliche Erzeuger von Anhomoiichnium-Fährten in die engere Wahl gezogen werden.

3.3.17. Dromopus lacertoides (GEINITZ, 1861); (Abb. 126 B; Tab. 24):

- 1861 Saurichnites lacertoides n.sp. - GEINITZ, Dias I: S. 4, 5, Taf. 2 (2), 3.
- 1892 Protritonichnites lacertoides. - POHLIG, Altpermische Saurierfährten, Fische und Medusen der Gegend von Friedrichroda: S. 62, Taf. 7 (2).
- 1895 Saurichnites lacertoides. - FRITSCH, Über neue Wirbeltiere aus der Permformation Böhmens nebst einer Übersicht der aus derselben bekannt gewordenen Arten: S. 6.
- 1900 Ichonium tanydactylum; part. I. dolichodactylum; I. gampsodactylum, subsp. minor und gracilis (= Saurichnites gracilis und divaricatus GOPPERT), I. gampsodactylum tenue. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden Deutschlands: S. 49, 56, 57, 59, 61.
- 1899 Saurichnites lacertoides, S. calcaratus n.sp. - FRITSCH, Die Fauna der Gaskohle und Kalksteine der Permformation Böhmens: S. 96, 97, Fig. 394 (6).
- 1903 I. tanydactylum, I. gampsodactylum. - PABST, Die fossilen Tierfährten aus dem Rotliegenden Thüringens im herzoglichen Museum zu Gotha. Ein Führer durch ihre Sammlung: S. 16, 19, 22, Fig. 2, Taf. 11.
- 1905a I. gampsodactylum albendorfense. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten aus dem Rotliegenden Deutschlands II: S. 3, 4, part. Taf. 1 und 2.
- 1905b I. gampsodactylum: kalnanum, lomnitzense, calcar (= calcaratus), albendorfense, rossitzense; I. gampsodactylum subsp. minor: kalnanum (part. non S. incurvatus und S. comaeformis), lomnitzense, albendorfense, tabarzense; I. gamp. subsp. gracilis: albendorfense; I. gamp. tenue friedrichrodanum; I. dolichodactylum friedrichrodanum. - PABST, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten aus dem Rotliegenden Deutschlands II, S. 361-379: S. 363 ff., Taf. 15-18.
- 1908 I. gampsodactylum, subsp. minor und gracilis; I. gamp. friedrichrodanum bzw. tenue. - PABST, Die Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands": S. 85-89, 96, 103-107, 109-113, 122 bis 124, 131-132, 135, 140-141, 153-154; Fig. 32-36, Taf. 23 (1) 24, 26 (1), part. 27, 28 (2), 30, 31 (1) 33, 34.
- 1912 Saurichnites calcaratus. - FRITSCH, Studien im Gebiet der Permformation Böhmens: S. 16, Fig. 14.

- 1912 Type H 5. - HARDAKER, Discovery of a fossil bearing horizon in the Permian rocks of Hamstead quarries near Birmingham: S. 370-373, Fig. 24-27.
- 1923 Eumekichnium gampsodactylum, E. pachydactylum (n.sp.), E. longipollex n.sp.; Gampsodactylum albandorfense, G. friedrichrodanum, G. tabarzense (n.sp.). - NOPCSA, Die Familien der Reptilien: S. 137, 138, 142.
- 1951a Eumekichnium gampsodactylum. - LEONARDI, Flora e fauna delle arenarie di Val Gardena (Permiano medio) delle dolomiti occidentali: S. 2, Taf. 1 (6-9, 17, 18).
- 1951b E. gampsodactylum. - LEONARDI, Orme di Tetrapodi delle arenarie di Val Gardena (Permiano medio-inferiore) dell'Alto Adige sudorientale: S. 9, Taf. 1 (1,2,4), 2 (2,4,5-7), 3 (4), Textfig. 3 A-C, E, F.
- 1955 cf. I. dolichodactylum. - REINECK, Marken, Spuren und Fährten in den Waderner Schichten (ro) bei Martinstein/Nahe: S. 87, Taf. 10 (1,2).
- 1955 Gampsodactylum albandorfense minor und gracilis. - CZYZEWSKA: Reptile trackways from the Permian of Wambierzyce in Lower Silesia (Poland): S. 146, Taf. 2 (2), 3.
- 1959 Eumekichnium gampsodactylum. - LEONARDI, Iridentinosauros antiquus Gb. Dial Piaz, rettile Protorosauro del Trentino orientale: S. 11, Fig. 3, 4.
- 1963 Eumekichnium lacertoides, E. pachydactylum, E. longipollex; Gampsodactylum albandorfense, G. friedrichrodanum, G. tabarzense. - KUHN, Ichnia Tetrapodorum: S. 23-25.
- 1971 a Dromopus lacertoides. - HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium: S. 32, Abb. 18 (1-3).
- 1971 b D. lacertoides. - HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Permosiles (Stafan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes: S. 29, Abb. 16.
- 1973 D. lacertoides. HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas: S. 15-18, Bilder 29-32; Tab. 3, Sp. 1 bis 6.
- 1973 D. lacertoides. - HAUBOLD & SARJEANT, Tetrapodenfährten aus den Keele und Enville Groups (Permokarbon: Stefan und Autun) von Shropshire und South Staffordshire, England: S.
- 1974 D. lacertoides. - HAUBOLD, Die fossilen Saurierfährten: S. 6, 63, 70, 75, 78, 96, 153; Abb. 2, 43, 46 (4).

- 1974 D. lacertoides. - SARJEANT, A history and bibliography of the study of fossil vertebrate footprints in the British Isles: S. 336, 340; Fig. 28 f, g.
- 1976 D. lacertoides. - FICHTER, Tetrapodenfährten aus dem Unter-rotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan: S. 99, 100, Abb. 4, 5.

Holotypus: DM 8-10 (GEINITZ, 1861; PABST 1908, Taf. 33-34-1)

Locus typicus: Podkrkonose Piedmont Becken (CSSR): bei Horni Kalná

Stratum typicum: Libstat Serie, rote Sandsteine und Kalná Horizont

Material: K 17, K 18, K 19, LOH-1, SSN-3, LOH-2, SOB-D-1, KIR-I,
LOH-6, LOH-5, LOH-4, SOB-D-2, NIE-F5b, NIE-F1a,
LTE 9, LET 99, JEC-F 4, KIR-F6-3, ALT-D-1, Ssch-D-1.

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Saar-Nahe-Gebiet und Rheinhessen, Unsichere Hinweise bereits im Stefan C (Heusweiler Schichten), gesichert ab Altenglan Schichten (Kusel Gruppe) bis Top Rötelschiefer (Nahe Gruppe).

Beschreibung:

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 144; Tab. 24):

Quadrupede Fährten mit primär alternierender Anordnung der Einzel-fährten. Die Handeindrücke liegen stets dicht vor den Fußedrücken und können etwas zur Mittellinie versetzt sein; randlich primäres Übertreten der Handeindrücke durch die Füße ist öfters zu verzeichnen, insbesondere bei kleinen Formen. Die Gangbreiten der Vorderextremitäten werden meist durch die der Hinterextremitäten übertroffen, sie können sich diesen jedoch auch weitgehend angleichen oder sie ihrerseits übertreffen. Dementsprechend sind die Schrittwinkel der Füße gelegentlich etwas größer als die der Hände. Allgemein bewegen sich die Schrittwinkel der Hinterextremitäten zwischen 64 und 101 Grad, die der Vorderextremitäten zwischen 78 und 118 Grad. Die Fußachsen zeigen meist leicht nach außen, die Handachsen dagegen gerade nach vorn oder zur Mittellinie hin. Die Verhältnisse von Stride: scheinbare Rumpflängen variieren, scheinen aber speziell bei kleineren Formen zu überdurchschnittlich großen Werten zu tendieren, die Spannweite reicht von 1,16:1 bis 1,74:1. Die Rumpflängen (und damit auch die Fußlängen) umspannen einen derartig großen Dimensionsbereich von 34 bis 165 mm, daß mit Sicherheit ganz entgegengesetzte



Abb. 144:
Dromopus lacertoides-Fährte, SSN -3,
ca. 10,70.

ontogenetische Stadien vorliegen, d.h. juvenile und adulte Formen. Schwanzschleifspuren sind nicht überliefert.

Morphologie der Fußindrücke (Abb. 144, 145, 146, 147, 148 A, D):

Die pentadactylen Fußindrücke weisen eher auf semiplantigrade bis subdigitigrade als auf plantigrade Fußhaltung hin. Vollständige Eindrücke zeigen eine charakteristische Staffelung der Zehen I bis IV. Während die Zehenlängen von I nach III einigermaßen gleichmäßig zunehmen, erscheint Zeh IV unverhältnismäßig stark verlängert (vgl. Abb. 147 B), er ist in etwa doppelt so lang wie Zeh II. Der gegenüber Zeh IV weit zurückliegende und wechselnd stark nach außen gestellte V. Zeh ist ebenfalls noch erstaunlich lang, seine Länge dürfte an die von Zeh III herankommen. Bei dem abgebildeten Material sind die Zehenspreizungen weitgehend variabel, so können die Zehen I und V Winkel von 112 bis rund 180 Grad und die Zehen I und IV Winkel von 63 bis 113 Grad zwischen sich einschließen. Zeh V kann bis zu 80 Grad von der Richtung des IV. Zehes nach außen abweichen. Auch bei stärkster Abspreizung von Zeh V übertrifft die Länge des Fußes seine Breite.

Von der Fußsohle wird in der Regel nur ein schmaler, zentraler, dem Metatarsalbereich entsprechender Abschnitt sichtbar, bei vollständiger Erhaltung kann proximal davon ein mehr oder weniger dreieckiger bis halbmondförmiger Sohlenabschnitt am Eindruck beteiligt sein, der wohl weitgehend der Fußwurzel entsprechen dürfte (Abb. 148 A). Anzeichen von Hautpolstern treten hin und wieder sowohl im Metatarsalabschnitt als auch an den freien Phalangen auf. Die Zehen, deren distale Abschnitte oft nach innen gebogen sind, enden meist stumpf, eine Bewehrung mit spitzen Krallen kann nicht nachgewiesen werden. Die Fußlängen reichen von nur wenigen mm bis zu knapp 70 mm.

Morphologie der Handindrücke (Abb. 148 B):

Die kleineren, digitigraden Handindrücke stellen das genaue morphologische Ebenbild der Fußindrücke dar. Die Staffelung der Zehenlängen erfolgt in ähnlicher Weise wie bei den Füßen, auch die Zehenspreizungen zeigen keine gravierenden Unterschiede. Für die Form der Sohle etc. gilt das bei den Fußindrücken Gesagte.

Variationsbreite:

Die morphologische Variationsbreite beruht zum einen auf den beachtlichen individuellen Größenunterschieden, zum anderen aber auch auf der Art und Beschaffenheit des jeweiligen Überliefernden Mediums. An verschiedenen Fundpunkten häufen sich die Fährten sehr kleiner Tiere (Fußlängen um 13 mm und kleiner) mit vereinzelt dazwischen auftretenden Fährten mittelgroßer bis sehr großer Tiere (Fußlängen bis ungefähr 69 mm). Abbildung 145 A zeigt einen Fuß Eindruck und den dicht davorliegenden Handeindruck eines sehr kleinen Tieres. Die Eindrücke sind sehr grazil und flach, wobei der Fuß Eindruck alle fünf Zehen mehr oder weniger vollständig zeigt, der Sohleneindruck aber nicht sichtbar ist. Vom Handeindruck können nur die Zehen III und IV mit Sicherheit erkannt werden. Die Abbildung 145 B zeigt das Nebeneinander von Fährten sehr kleiner, mittelgroßer und relativ großer Tiere. Diese Vergesellschaftung unterschiedlich großer Fährten erhärtet die Vermutung, daß die ausgesprochen kleinen Fährten von juvenilen Tieren stammen könnten.

Generell sind bei Dromopus lacertoides-Fährten folgende morphologische Varianten zu beobachten:

1. Abbildung 146: Nahezu vollständiger Fuß Eindruck, unvollständiger Handeindruck eines relativ großen Tieres. Beim Fuß Eindruck sind insbesondere die Zehen II, III und IV sehr schlank, Zeh I zeigt eine partielle Trennung von dem übrigen Eindruck und ist an seiner Spitze etwas verdickt. Zeh V ist etwas plumper als beispielsweise Zeh IV, sehr lang und annähernd S-förmig gebogen. Die proximalen Sohlenabschnitte fehlen im Eindruck. Vom Handeindruck sind nur die Zehen I bis III zu erkennen, die relativ dicker erscheinen als die Fußzehen und vor allem an den Spitzen teilweise sehr stark keulenförmig verdickt sind. Die Zehen IV und V fehlen, ebenso die proximalen Abschnitte der Handsohle. Das Sediment war zum Zeitpunkt der Fährtenenerzeugung vermutlich oberflächlich abgetrocknet und nicht mehr sehr stark nachgebend.
2. Abbildung 147 B: Annähernd vollständiger großer Fuß Eindruck (= sedkundär fragmentarische Überlieferung), Handeindruck unvollständig bzw. undeutlich überliefert. Der Fuß Eindruck ist vergleichsweise plumper als der der Abbildung 146. Zeh IV wirkt sehr lang und ist auffallend dicker als die Zehen I, II und III. Durch die unvollständige Trennung der proximalsten Zehenab-

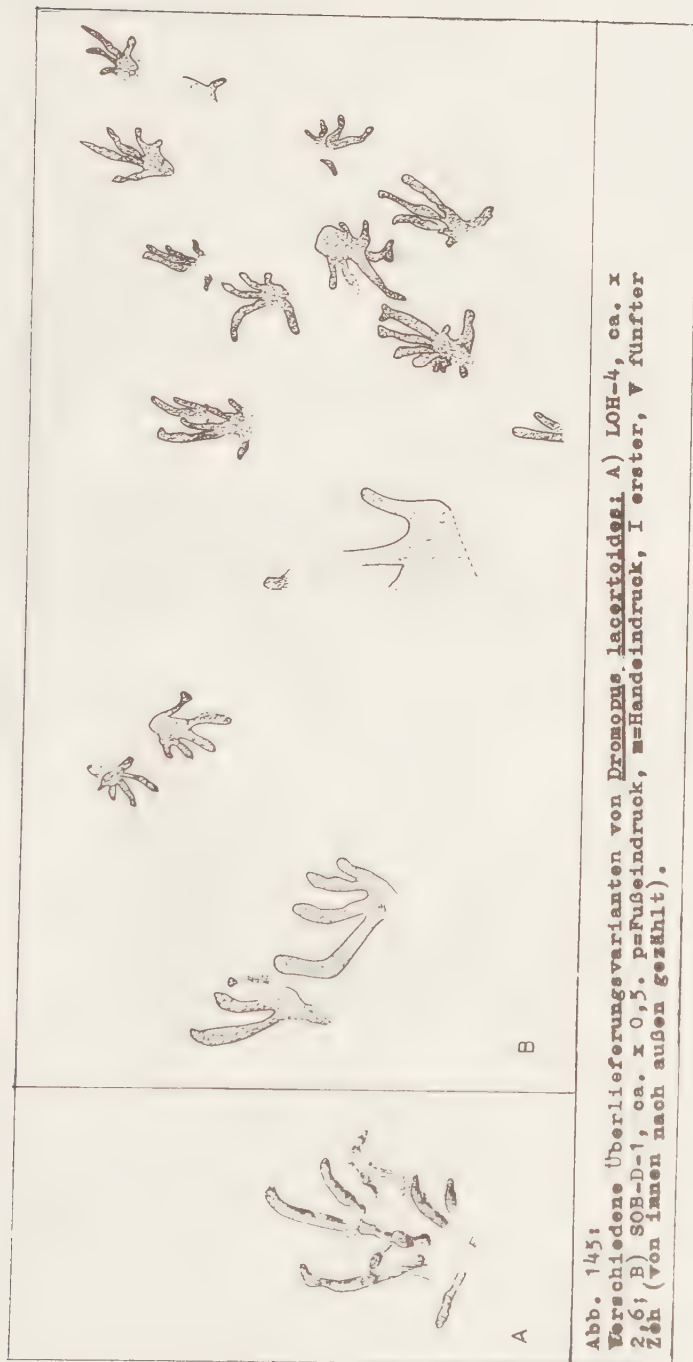




Abb. 146:

Dromepus lacertoides, SOB-D-2, ca. x 2,65. p=Fußeindruck, m=Händeindruck, i=erster, v=fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).



Abb. 147: Verschiedene Überlieferungsvarianten von *Dromopus lacertoides*: A) SSch -D-1, ca. x 2,5; B) K 19, ca. x 2,7. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).



A



B



C



D

Abb. 148:
Verschiedene Überlieferungsvarianten von *Dromopus lacertoides*:
A) KIR I, ca. x 2,5; B) KIR-FG-3, ca. x 2,6; C) LET 99, ca. x 2,5;
D) JEC-F 4, ca. x 2,8. p=Fußeindruck, m=Handeindruck, I erster,
V fünfter Zeh (von innen nach außen gezählt).

Abb. 149:

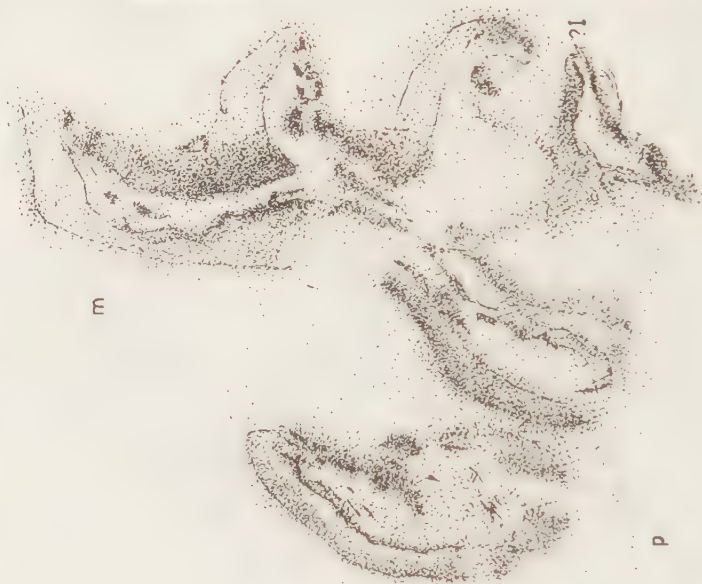
Verschiedene Überlieferungsvarianten von *Dromopus lacertoides*: A) K 18, ca. x 1,9; B) K 19, ca. x 1,9; C) ALT-B-1, ca. x 2,5; D) LfE 9, ca. x 2,75. p=Fußeindruck, m=Händeindruck, I erster, V fünfter Zeh, (von innen nach außen gezählt).



Abb. 150:
 Verschiedene Überlieferungsvarianten von
Dromopus lacertoides! A) NIE-Fuß, ca. x 2,4;
 B) NIE-Fuß, ca. x 2,5. p=Fußeindruck, m=Hand-
 eindruck, I erster, V fünfter Zeh (von innen
 nach außen gezählt).



A



B

schnitte wird eine nahezu rechteckige, schmale Fußsohle vorge-tauscht. Die Basis von Zeh V ist relativ deutlich eingedrückt. Das Sediment dürfte im Augenblick der Fährtenерzeugung etwas weicher gewesen sein als bei 1.

3. Abbildung 147 A: Sehr plumper, großer Fußeindruck. Zeh IV ist wiederum vergleichsweise dicker ausgebildet als die übrigen Zehen, vor allem aber zeigt er eine extreme, kugelige Verdickung der Zehenspitze. Zeh II fällt durch seine nach innen gebogene relativ spitze Endung auf. Die proximalen Abschnitte der Zehen II, III und IV sind nicht voneinander zu trennen. Zeh I wirkt relativ länger und Zeh V kürzer als etwa bei Abbildung 146. Proximal der Zehen III und IV läuft eine scharfe Furche (Negativerhaltung) diagonal über den Fußeindruck. Insgesamt zeigt dieser Fußeindruck Merkmale, die auf ein sehr stark nachgebendes, nasses, sandiges Substrat hinweisen. (Dieser Eindruck ist in etwa vergleichbar mit den plumpen Eindrücken, die die Salamander bei den Rezentversuchen in trockenem, lockerem Sand, also in einem ebenfalls stark nachgebenden Substrat, hinterließen.)
4. Abbildungen 148 A-D: Verschiedene Hand- und Fußeindrücke mittelgroßer Tiere - wahrscheinlich alle in mäßig weichem Sediment erzeugt. Generell fallen die unterschiedlichen Zehenspreizungen auf. Abbildung 148 A zeigt einen sehr unvollständigen Handeindruck mit großer nahezu dreieckiger, undeutlich begrenzter Sohle. Der dazugehörige Fußeindruck zeichnet sich durch die sehr kurzen, stark nach innen gebogenen Zehen I und II sowie durch die relativ vollständige, proximal breit gerundete Fußsohle aus.
5. Abbildungen 149 D; 150 A, B; Fuß- und Handeindrücke mittelgroßer bis großer Tiere in zwei oder dreizehiger Überlieferungsform. Das Sediment muß zum Zeitpunkt der Fährtenерzeugung extrem weich gewesen sein, so daß (wie in den Rezentversuchen unter ähnlichen Umständen zu beobachten war) es zum Ausfall bestimmter Zehen kommt. Bevorzugt überliefert werden offensichtlich die Zehen II, III und IV oder auch nur III und IV. Die Überlieferungsformen der Abbildungen 150 A und B sind typisch für den sogenannten Rötelschiefer (wobei sich allerdings bei Abbildung 150 A zwei Hand- oder Fußeindrücke überlappen). Ähnliche Überlieferungsformen sind auch in den Lauterecken Schichten zu beobachten (Abb. 149 D).

6. Abbildung 149 C: Vermutlich handelt es sich um einen Fußeindruck eines mittelgroßen Tieres. Unter normaler Beleuchtung sind nur die flach eingedrückten Zehen II und III zu erkennen. Unter sehr flachem Lichteinfall zeichnen sich auch die Zehen I, IV und V - allerdings nur sehr schemenhaft - ab. Im Gegensatz zu den unter 5 geschilderten Fällen dürfte hier das Sediment oberflächlich stark angetrocknet und relativ fest gewesen sein, so daß sich nur noch die am stärksten belasteten Zehen abzeichnen. Dieser zuerst recht fragwürdige Eindruck stellte das stratigraphisch tiefste Dromopus-Vorkommen (Altenglan Schichten) dar. Neue, sichere Funde bestätigen jedoch das Vorkommen von Dromopus lacertoides-Fährten in den Altenglan Schichten.
7. Abbildungen 149 A, B: Aberrante Erhaltungen. Es muß offen bleiben, ob es sich um Fuß- oder Handeindrücke handelt. Die Eindrücke sind relativ tief, das Sediment war also verhältnismäßig weich. Kennzeichnend für diese Art der Überlieferung sind die in der Negativerhaltung gratartig und scharf hervortretenden Zehen. Abbildung 149 B zeigt zwar die vollständige Zehenzahl, jedoch nicht die wahren Längenverhältnisse, auffallend ist die Gruppierung von Zeh II und III sowie die in antero-proximaler Richtung eiförmig ausgebildete Sohle. Abbildung 149 A zeigt dagegen nur vier Zehen und eine kleine, proximal halbmondförmig begrenzte Sohle. Der fehlende Zeh könnte Zeh IV sein.

Die scheinbaren Rumpflängen liegen - wie oben bereits angedeutet - zwischen 34 und 165 mm, dementsprechend reichen die Stridewerte von knapp 57 bis 203 mm. Der Pace der Hinterextremitäten liegt zwischen 36,5 und 154,62 mm, der der Vorderextremitäten erreicht Werte zwischen 38 und 143,5 mm. Die Hand-Fuß-Abstände betragen bei den kleinen Formen weniger als 5 mm, bei den großen mehr als 47 mm. Die Gangbreiten der Hinterextremitäten sind mit 23,75 bis 100,2 mm meist größer als die der Vorderextremitäten mit 23,25 bis 84,3 mm. In zwei Fällen übertreffen jedoch die Gangbreiten der Vorderextremitäten die der Hinterextremitäten geringfügig.

Die Schrittwinkel der Hinterextremitäten schwanken zwischen 64 und 101,66 Grad, die der Vorderextremitäten sind meist deutlich größer (77 bis 118 Grad). Auffallend ist, daß das Verhältnis von Stride:scheinbare Rumpflänge ausschließlich bei kleinen Formen

sehr hohe Werte anzunehmen scheint (1,62 bis 1,74), während es bei mittelgroßen bis sehr großen Formen nur bis maximal 1,5 zu gehen scheint. Hierin kann zum Ausdruck kommen, daß große Tiere doch relativ behäbiger sind als kleine Tiere derselben Art.

Belastungsverhältnisse (Abb. 151):

Die Querschnitte der Abbildung 151 B zeigen im proximalen Tarsusbereich (a) eine ausgesprochene Tendenz zu Außendruck. Weiter distal wird die Belastung in zunehmendem Maße auf die inneren bis mittleren Fußabschnitte (b, c) übertragen. Demnach wird vor allem Zeh III sehr stark belastet. Diese Belastungsverhältnisse setzen auf jeden Fall einen reptilomorphen Fußbau voraus, denn bei einem amphibischen Fußbau mit diskreten proximalen Elementen wäre bereits im proximalen Tarsus-Bereich Innendruck zu erwarten.

Der Längsschnitt der Abbildung 151 A zeigt eine stetige Zunahme der Eindringtiefe von proximal bis kurz vor das mit MT gekennzeichnete Ende des Metatarsalabschnittes. Von hier ab nimmt die Eindringtiefe abrupt zu, um bei MT den absolut größten Wert zu erreichen. Das heißt mit anderen Worten, daß die distalen Metatarsalköpfe den größten Belastungsdruck an den Untergrund vermitteln. Von MT ab nach distal wird die Eindringtiefe zunehmend flacher, die Phalangen werden also nicht in stärkerem Maße belastet. Diese Belastungsverteilung setzt m.E. einen relativ starren Tarsus ausgesprochen langen Metatarsalia voraus, die an ihren distalen Enden das Körpergewicht auffangen.

Die geschilderten Belastungsverhältnisse könnten bei oberflächiger Betrachtungsweise sowohl bei Petrolacosaurus als auch bei Araeoscelis verwirklicht gewesen sein.

Schwanzschleifspur:

Eine Schwanzschleifspur konnte bisher weder bei sehr kleinen, noch bei mittelgroßen oder großen Formen festgestellt werden.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung:

Die Erzeuger von Dromopus lace-toides-Fährten waren Tiere mit kurzem Rumpf im Verhältnis zu den Extremitäten, der coupling value liegt zwischen 0,57 und 0,75. Die Hinterextremitäten sind in der Regel länger als die Vorderextremitäten. Für die einzelnen Extremi-

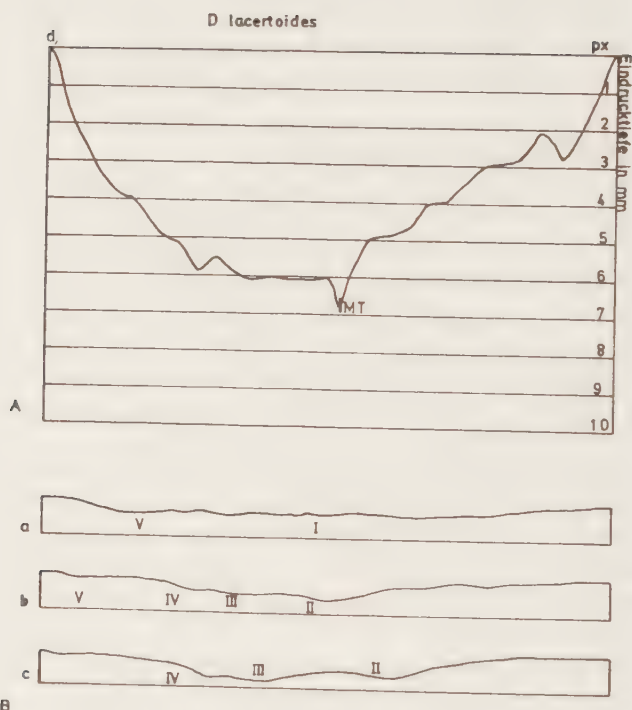


Abb. 151:

Eindrucktiefen der Hinterextremitäten von Dromopus lacertoides:
 A) Längsschnitt, B) Querschnitte. px=proximal, d=distal, MT=
 Ende des Metatarsalabschnittes, die römischen Ziffern in B ge-
 ben die Zehenpositionen und a-c die Aufeinanderfolge der Quer-
 schnitte von proximal nach distal an.

tätenabschnitte konnten folgende Werte berechnet werden:

Femurlängen: 8,50 - 37,18 mm
 Tib./Fib.-Längen: 3,31 - 15,30 mm
 Humeruslängen: 7,23 - 34,50 mm

Rad./Ulna-Längen: nur in zwei Fällen mit 8,15 und 10,09 mm feststellbar. Anhand der Fahrte eines sehr kleinen (juvenilen) Tieres wurde eine hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen mit folgenden Daten versucht:

scheinbare Rumpflänge:	35,00 mm	coupling value = 0,64
Femurlänge:	8,51 mm	Unter-/Oberschenkel = 70,38
Tib./Fib.-Länge:	(3,31)mm	Unter-/Oberarm = 1,01
Fußlänge:	(16,00)mm	Humerus-/scheinb. Rumpflänge = 0,2
Humeruslänge:	8,00 mm	
Rad./Ulna-Länge:	8,15 mm	
Handlänge:	10,00 mm	

Die hypothetische Rekonstruktion der Abbildung 126 B zeigt ein relativ schlankes Tier mit einer ungefähren Schulter- bzw. Beckengürtelbreite von 11 mm. Während gewisser Lokomotionsphasen können sich Glenoid bzw. Acetabulum in einer Höhe von 5 bzw. 5,3 mm befinden haben. Daraus resultiert eine nur sehr geringe Neigung der funktionellen Körperlängsachse nach cranial. Auffallend ist der extrem kurze Unterschenkel-Abschnitt, das Verhältnis Unter-/Oberschenkel-länge beträgt bei dieser Rekonstruktion nur 0,38, was extrem niedrig ist. Im allgemeinen scheinen sich jedoch Tendenzen zu kleinen Unterschenkel-längen abzuzeichnen, der Durchschnitt der oben genannten Verhältnisse scheint bei 0,47 zu liegen. Dagegen liegen die Verhältnisse Unter-/Oberarm-Länge mit 0,86 und 1,01 wesentlich höher. Für die hypothetische Rekonstruktion der Abbildung 126 B mit den angegebenen Daten sind keine sehr intensiven lateralen Körperundulationen erforderlich. Nach den bei kleinen Formen sehr hohen Verhältnissen von Stride- zu scheinbarer Rumpflänge können jedoch durchaus sehr intensive laterale Körperundulationen ausgeführt worden sein.

Die Aktivität dieser möglichen Fahrtenerzeuger ist etwas schwierig zu beurteilen. Nach dem relativ hohen Verhältnis von Unterarm-/Oberarm-Länge müssen sie im Sinne OLSONs (1976) als relativ aktiv eingestuft werden. Allerdings muß aufgrund der erheblichen Diskrepanz zwischen den Proportionen der Hinter- und Vorderextremitäten, vorausgesetzt die Tendenzen sind richtig erkannt, eine eher etwas

eingeschränkte Aktivität angenommen werden, was für die ausgesprochen großwüchsigen Formen noch in sehr viel stärkerem Maße gelten müßte.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Die Belastungsverhältnisse der Hinterextremitäten und die danach für möglich gehaltenen sehr langen Metatarsalia, die fünfzehigen Handeindrücke sowie der allgemeine lacertoide Habitus lassen auf Erzeuger schließen, wie sie etwa durch Petrolacosaurus oder Araeoscelis repräsentiert werden. HAUBOLD (1973, 1975) bezieht Dromopus lacertoides auf die osteologische Ordnung der Araeoscelidia. Eine grobe Abschätzung der Körperproportionen von Araeoscelis nach den von VAUGHN (1955, S. 390) angegebenen Daten und Skelettreakonstruktion liefert einen coupling value von mindestens 0,46. Bei einem solch geringen coupling value müßte wesentlich häufiger primäres Übertreten vorkommen, als es tatsächlich bei Dromopus lacertoides-Fährten zu verzeichnen ist. (Aus diesen Fährten lassen sich hypothetische coupling-Werte zwischen 0,57 und 0,75 ermitteln.)

Weiterhin zeigt Araeoscelis ein Verhältnis Tibia-/Femurlänge von 0,96 und ein Radius-/Humeruslängen-Verhältnis von 0,91 (nach OLSON 1976, S. 19, Tab. 2 beträgt dieses Verhältnis sogar 1,0). Sollten die aus den Fährten ermittelten Verhältnisse für Unterschenkel- zu Oberschenkelängen von durchschnittlich 0,47 zumindest in ihrer Tendenz zutreffend sein, können weder Araeoscelis noch Petrolacosaurus (der ähnlich hohe Verhältnisse wie Araeoscelis zeigt) als Fährten-erzeuger in Betracht gezogen werden. Entsprechend niedrige Verhältnisse zeigen aber die romeriiden Reptilien, wie etwa Hylonomus (0,50) oder auch Anthracodromeus (0,54; Daten errechnet nach CARROLL & BAIRD, 1972, S. 354, Tab. 1). Demnach wäre durchaus denkbar, daß die niedrigen hypothetischen Verhältnisse der möglichen Dromopus-Erzeuger als Primitivmerkmale zu werten sind und die Erzeuger in einer lacertoiden "Stammgruppe" um die Romeriiden zu suchen sind.

Bedenken morphologischer Art gegen Araeoscelis als Dromopus-Fährten-erzeuger ergeben sich aus der Aussage VAUGHNS (1955, S. 384): "Araeoscelis walked on its toes", was m.E. nicht ohne weiteres mit der Fährtenmorphologie in Einklang zu bringen ist.

Zusammenfassend läßt sich etwa sagen: M.E. kommen weder Petrolacosaurus noch Araeoscelis als Erzeuger von Dromopus lacertoides-Fährten in Frage. Vielmehr besteht die Möglichkeit, daß die möglichen Fährten-erzeuger innerhalb einer lacertoiden "Stammgruppe" zu suchen

Tabeller: 24 Mäde vom Dromopus Lusertvoldes		1	2		4	5	6	7	8
Material:		LOH-1	SSN-3	LOH-2	SOH-D-1	RIR-1	LOH-6	LOH 5-1	LOH 4
Stride	in mm	203,00	155,00	85,00	77,75	56,66	57,00	61,00	57,00
Fuß	in mm	153,60	102,00	60,66	59,50	52,50	41,25	42,00	36,50
Pace	Hand	143,50	98,00	50,33	55,00	52,75	35,00	39,50	36,25
Abstand Hand-Fuß	in mm	47,80	22,25	22,00	22,50	20,33	7,50	4,83	4,83
Fuß	in mm	100,20	69,00	37,25	39,75	45,25	29,00	29,00	23,75
Gangbreite	Hand	84,30	51,00	31,00	43,00	41,00	23,25	23,50	24,75
Rumpflänge	in mm	165,66	102,00	69,00	58,00	(48,66)	34,00	35,00	35,00
Schrittwinkel	in Grad	131,66	99,00	93,00	96,00	64,00	88,00	94,50	100,50
Hand		112,33	118,00	102,00	--	(78,00)	95,00	104,00	98,50
Zeh III zur Fuß	in Grad	--	-23,00	--	--	--	--	--	--
Mittellinie	Hand	--	--	--	--	--	--	--	--
Länge		(39,83)	48,50	(22,00)	(27,00)	(24,00)	--	(16,00)	--
Fuß	in mm	--	38,50	--	18,83	--	--	--	--
Dreito	in mm	--	--	--	18,50	--	--	(10,00)	--
Hand		--	--	--	12,50	--	--	--	--
Freito		--	--	--	--	--	--	--	--
Fuß Zeh I		--	--	--	4,00	--	--	--	--
II		--	14,50	--	--	--	--	--	--
III	in mm	--	21,00	--	8,00	--	--	--	--
IV		--	(12,00)	--	12,00	--	--	--	--
V		--	(15,00)	--	18,00	--	--	--	--
Hand Zeh		--	--	--	--	--	--	--	--
I		--	--	--	--	--	--	--	--
II		--	--	--	--	--	--	--	--
III	in mm	--	--	--	--	--	--	--	--
IV		--	--	--	--	--	--	--	--
V		--	--	--	--	--	--	--	--
Rel. Zeh. Länge		1,00:1	3,10:1	(5,86:1)	(2,87:1)	(2,26:1)	--	(3,81:1)	--
Flächen. Fläche		1,00:1	1,51:1	1,34:1	1,34:1	(1,16:1)	1,67:1	1,70:1	1,62:1

sind, die neben den Romeriiden auch Vorläufer von Araucoscelis und Petrolacosaurus umfassen können (vgl. CLARK & CAROLL 1973, S. 404).

3.3.18. cf. Chelichnus sp. JARDINE 1850; (Abb. 140 D; 142-2;

152 B, C)

Material: Nac-Ch-1, Nac-Ch-2.

Räumliche und zeitliche Verbreitung:

Rheinhessen, mittlerer und oberer Abschnitt des Rötelschiefers

Beschreibung:

Morphologie der Eindrücke (Abb. 152 B, C):

Vorbemerkung: Es liegen nur zwei Eindrücke vor, von denen jedoch nur angenommen werden kann, daß sie von den Hinterextremitäten stammen.

Der Eindruck der Abbildung 152 B ist fünfzehig, wovon allerdings nur der zurückliegende und nach außen weisende V. Zeh einigermaßen deutlich und vollständig eingedrückt ist. Die Zehen I und II weisen leicht nach innen und sind einander subparallel orientiert. Die Zehen III und IV zeigen mehr oder weniger gerade nach vorne. Alle Zehen scheinen relativ kurz zu sein; in welchen Längenverhältnissen sie untereinander stehen, kann nicht gesagt werden. Die Sohle ist langgezogen und verjüngt sich stark nach proximal. Irgendwelche Anzeichen von Sohlen- oder Phalangenpolstern sind nicht vorhanden, auch kann nichts über eine eventuelle Bewehrung der Zehen durch Krallen oder Klauen ausgesagt werden.

Es hat den Anschein, als ob dieser Eindruck in einen größeren Fuß-Handeindruck "hineingetreten" wurde.

Der Eindruck der Abbildung 152 C zeigt nur drei Zehen, die in langen Gleitspuren enden. Von der Sohle erscheint vermutlich nur der mittlere Bereich im Eindruck, welcher eine dreieckige Form zeigt. Insgesamt läßt dieser Eindruck kaum Rückschlüsse auf die Fußmorphologie des erzeugenden Tieres zu.

Variationsbreite:

wegen des geringen Materialumfanges nicht feststellbar.

Belastungsverhältnisse (abb. 142-2):

Die Querschnitte der Abbildung 142-2 B zeigen im Niveau der Zehenbasen (a) eine stärkere Belastung des III. Zehes gegenüber den



A



B



C

Abb. 152:
 Cf. *Laoporus amblyus*, Nie-La-1, ca. x 2,6, Hand- oder Fußeindruck, ca. x 2,6;
 B) cf. *Chelichnus* sp., Nao-Ch-1, ca. x 2,6, ?Fußeindruck; C) cf. *Chelichnus* sp.,
 Nao-Ch-2, ca. x 2,5, ?Fußeindruck. I erster, V fünfter Zeh (von innen nach außen
 gezählt).

Zehen II und IV. In den distalen Zehenabschnitten (b) wirkt die Belastung relativ ausgeglichen. Eine ausgesprochen einseitige Innenbelastung ist jedoch auf keinen Fall festzustellen, so daß wahrscheinlich ein reptilomorpher Fußbau mit zu Astragalus und Calcaneus verschmolzenen proximalen Tarsalelementen vorliegt.

Der Längsschnitt der Abbildung 142-2 A zeigt einen scharfen Eindruck im proximalen Tarsusbereich. Zwischen proximalem Tarsus und dem mit MT gekennzeichneten Ende des Metatarsalabschnittes zeichnet sich eine Druckentlastung in Form eines sprunghaften Anstieges und erneut abrupten Abfallens der Eindrucktiefe ab. In den proximalen Zehenabschnitten nimmt die Eindrucktiefe weiter zu, damit auch der Belastungsdruck. Im mittleren Zehenabschnitt erfolgt noch einmal ein sprunghaftes Ansteigen und Abfallen der Eindrucktiefe, um dann generell zu der Zehenspitze hin zu verflachen.

Diese Belastungsverhältnisse könnten dahingehend gedeutet werden, daß ein Bewegungsplan zwischen Metatarsalia und Tarsalia etwa vorliegt, die funktionelle Fußgelenkung also in primitiver Position liegt. Weiterhin wird zwar ein großer Teil des Körpergewichtes auf die proximalen Zehenabschnitte verlagert, nicht jedoch auf die Zehenspitzen. Zwischen den freien Phalangen besteht eventuell ein größeres Maß an Beweglichkeit.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Aller Wahrscheinlichkeit nach liegt ein reptilomorpher Fußbau vor, dessen funktionelle Fußgelenkung in primitiver, also nicht in cruro-tarsaler Position anzunehmen ist. Pelycosauria würden somit als Erzeuger dieses Eindruckes ausscheiden.

Schwanzschleifspur:

Eine Schwanzschleifspur konnte bisher noch nicht mit Fährten dieser Art in Verbindung gebracht werden.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 140 D):

Anhand des rheinhessischen Materials kann kein Versuch unternommen werden, die Körperproportionen zu rekonstruieren. Deshalb greife ich auf die Abbildung von Chelichnus duncani bei SCHMIDT (1959, S. 53, Abb. 16) zurück. Generell zeigt Chelichnus duncani sensu SCHMIDT einige morphologische Beziehungen zu dem hier beschriebenen Material.

Der Erzeuger dieser Chelichnus duncani-Fährte könnte ein Tier mit langen Extremitäten im Verhältnis zur Rumpflänge gewesen sein, der

coupling value beläuft sich auf ca. 0,69.

Die übrigen Daten sind im einzelnen:

Scheinbare Rumpflänge:	82,5 mm	coupling value = 0,69
Femurlänge:	17,21 mm	Unter-/Oberschenkel = 0,90
Tib./Fib.-Länge:	15,54 mm	Unter-/Oberarm = 1,25
Fußlänge:	23,5 mm	
Humeruslänge:	19,27 mm	
Rad./Ulna-Länge:	24,22 mm	
Handlänge:	19,50 mm	

Aus der hypothetischen Rekonstruktion der Abbildung 140 D resultiert ein Tier mit einer Schultergürtelbreite von ca. 42 mm im Gegensatz zur Beckengürtelbreite von nur ca. 24 mm. In gewissen Lokomotionsphasen können sich Glenoid bzw. Acetabulum in einer Höhe von ca. 12,12 mm bzw. 10,82 befunden haben. Daraus resultiert (entsprechend der insgesamt etwas längeren Vorderextremität) ein Ansteigen der funktionellen Körperlängsachse von caudal nach cranial. Die Rekonstruktion der Abbildung 140 D mit den genannten Daten setzt keine lateralen Körperundulationen während der Lokomotion voraus.

Nach dem großen Verhältnis Unter-/Oberarm müßte der Fahrtenerzeugender als relativ aktives Tier betrachtet werden. Eventuell trägt das genannte Ansteigen der funktionellen Körperlängsachse von caudal nach cranial - einen erhöhten Kraftaufwand der Hinterextremitäten vorausgesetzt - dazu bei, daß der vordere Rumpfabschnitt relativ frei beweglich ist, und die Vorderextremitäten nicht ausschließlich als statische Organe fungieren, sondern aktiv an der Lokomotion teilhaben. Zusammen mit der sehr breiten Schulterregion könnte sich darin vielleicht auch eine gewisse Spezialisierung = ?grabende Lebensweise ausdrücken.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Trotz des etwas plumpen Gesamteindrucks der hypothetischen Rekonstruktion der Abbildung 140 D kann es sich bei dem Fahrtenerzeuger um ein relativ bewegliches Tier mit einer möglichen Anpassung zur grabenden Lebensweise gehandelt haben.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

Nach den Belastungsverhältnissen zu urteilen, handelt es sich um Reptilien. Ein Vergleich der Belastungsverhältnisse mit denen von Foliipes (Abb. 125) zeigt an und für sich grundlegende Übereinstimmungen, so daß ein ganz ähnlicher Fußbau angenommen werden kann.

Deshalb halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß die Chelichnus-Fährten möglicherweise von spezialisierten Procolophonomorpha erzeugt wurden. SCHMIDT (1959, S. 51) nennt im Zusammenhang mit Chelichnus-Fährten Anomodontier als mögliche Fährtenenerzeuger, und HAUBOLD (1973, 1975) sucht die Fährtenenerzeuger unter den Edaphosauria.

3.3.19. cf. Laoporus ambiguus (JARDINE 1853); (Abb. 140 E, 152 A):

Material: Nie-La-1

Räumliche und zeitliche Verbreitung: Rheinhessen, mittlerer Abschnitt des Rötelschiefers, fraglich im oberen Abschnitt des Rötelschiefers.

Beschreibung:

Morphologie des Fuß- oder Handeindrucks (152 A):

Vorbemerkung: Es liegt nur ein Eindruck in mäßig guter Erhaltung vor. Den Größenverhältnissen nach handelt es sich, verglichen mit dem Vorkommen des Cornberger Sandsteines, um einen Handeindruck.

Der fünfzehige Eindruck ist mit ca. 13 mm Länge und 15,6 mm Breite etwas breiter als lang. Die Zehen I bis IV sind vermutlich gerade nach vorne orientiert und ihre Basen scheinen mehr oder weniger auf einer Linie zu liegen. Von dieser Linie ist Zeh V etwas nach hinten abgerückt und weist geringfügig nach außen, Winkel I/V kann etwa 40 Grad ausmachen. Über die Längenverhältnisse der Zehen sind erhaltungsbedingt keine Aussagen möglich. Auch können die Zehenbasen der Zehen I bis IV nicht von der Sohle getrennt werden. Die Sohle ist von breit rechteckiger Gestalt und weist proximal der Zehen I und II sowie proximal von Zeh V ihre größten Eindruckstiefen auf. Mit dieser Druckverteilung dürfte auch primär die geschwungene proximale Sohlenbegrenzung zusammenhängen. Diese geschwungene proximale Begrenzung tritt auch bei dem Cornberger Material auf (vgl. SCHMIDT, 1959, Abb. 31, k.)

Variationsbreite:

Wegen des geringen Materialumfanges nicht feststellbar.

Belastungsverhältnisse:

Die Erhaltung des Eindruckes läßt keine Beurteilung der Belastungsverhältnisse zu.

Schwanzschleifspur:

Eine Schwanzschleifspur kann nicht mit diesem Eindruck in Verbindung gebracht werden.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen und Aktivitätsbeurteilung (Abb. 140 E):

Der Vollständigkeit halber soll hier der Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen anhand einer Cornberger Laoporus (Chelichnus) ambiguus-Fährte unternommen werden. Ich beziehe mich dabei auf die Abbildung 17 bei SCHMIDT (1959, S. 53). Aus dieser Fährte lassen sich ungefähr folgende Daten errechnen:

Scheinbare Rumpflänge:	76,50 mm	coupling value = 0,49
Femurlänge:	24,10 mm	Unterschenkel-/Oberschenkel = 1,43
Tib./Fib.-Länge:	34,65 mm	Unterarm-/Oberarm = 1,60
Fußlänge:	20,00 mm	Humerus-/scheinb.Rumpflänge = 0,29
Humeruslänge:	22,73 mm	
Rad./Ulna-Länge:	36,52 mm	
Handlänge:	15,00 mm	

Daraus resultiert ein sehr langbeiniges Tier, Glenoid bzw. Acetabulum können sich während gewisser Lokomotionsphasen in einer Höhe von 14,29 bzw. 15,15 mm befunden haben. Die Schulter- bzw. Beckengürtelbreite könnte bei knapp 36 mm liegen. Wenn die Berechnungen der Extremitätenabschnitte keine Fehlberechnungen darstellen, würde sich der mögliche Fährtenenerzeuger durch eine ausgesprochen starke Verlängerung der Unterarm- sowie Unterschenkel-Abschnitte auszeichnen. Die hypothetische Rekonstruktion der Abbildung 140 E stellt ein insgesamt etwas plumpes, hochbeiniges Tier dar, das sich breitbeinig, ohne oder mit nur geringen lateralen Körperundulationen fortbewegte.

Entsprechend dem geringen coupling value und dem hohen Verhältnis der epipodialen zu den propodialen Extremitätenabschnitten mußte das fährtenenerzeugende Tier als hochaktiv eingestuft werden. Die extrem hohe Gangbreite dürfte primär auf die sehr langen Extremitäten zurückzuführen sein.

Anknüpfungspunkte an das osteologische System:

HAUBOLD (1973, S. 27) stellt die Erzeuger der Laoporus-Fährten zu den Caseiden. Zumindest für die hier betrachtete Laoporus (Chelich-nus) ambiguus-Fährte aus dem Cornberger Sandstein lehne ich eine solche Zuordnung aus proportionalen Gründen ab. Eine genauere osteologische Interpretation ist mir selbst nicht möglich. Eventuell deutet der allgemein Amphisauroides-ähnliche Habitus auf procolophonide Formen als Erzeuger hin. SCHMIDT (1959, S. 51) vermutete Anomodontier als mögliche Fährtenherzeuger.

Artabgrenzung und Beziehungen

4.1. Anthichnium salamandroides, Limnopus sp., Amphisauropus imminutus

A) Artabgrenzung:

Anthichnium salamandroides kann insbesondere mit Limnopus sp. und Amphisauropus imminutus verwechselt werden. In der folgenden Aufstellung sind die wichtigsten Unterscheidungskriterien zwischen diesen morphologisch konvergenten Arten zusammengefaßt.

Unterscheidungs- kriterien	<u>Anthichnium</u> <u>salamandroides</u>	<u>Limnopus</u> sp.	<u>Amphisauropus</u> <u>imminutus</u>
Fußeindruck	relativ <u>schmal</u> , schlanke Zehen, keine extramorpho- logische Ferse	oft unvollständig, etwas plump, dickere Zehen, häufig <u>extramor- pholog. Ferse</u>	meist gedrun- gen, <u>breit</u> , häufig <u>sehr starker</u> <u>Innendruck</u>
Handeindruck	vierzehig, Gesamt- umriß subquadra- tisch, Zeh III am längsten.	vierzehig, Gesamt- umriß breit rechteckig bis länglich oval, Zeh III am läng- sten.	fünfzehig, Ge- samtumriß sub- quadratisch bis breit rechteckig, Zeh IV am läng- sten.
Fährtenanord- nung	streng alternie- rend, Füße <u>sehr</u> <u>gerade nach vorne</u> <u>gerichtet</u> , z.T. starkes primäres Übertreten	alternierend bis wechselseitig, unregelmäßig, Füße nach vorn oder stark nach außen gerichtet, Übertreten selten.	schwach alter- nierend, Füße z.T. <u>stark nach</u> <u>außen gerichtet</u> , primäres Über- treten selten.
Verhältnis Stride:scheinb. Rumpflänge	meist zwischen 1,4 und 1,6	meist zwischen 1,0 und knapp 1,5	meist zwischen 1,12 und 1,40, gelegentlich auch über 1,40.
maximale Schrittwinkel Vorderextremität Hinterextremität	bis 127 Grad bis 104 Grad	bis 111 Grad bis 102 Grad	bis 106 Grad bis 90 Grad
Allgemeiner Habitus des möglichen Fährtenenerzeugers entsprechend der hypothetischen Rekonstruktion	relativ schlank, hochbeinig, Unter- schenkel gerade nach vorne ge- bracht, starke laterale Körper- undulationen wäh- rend Lokomotion	relativ plump, hochbeinig, Unter- schenkel mehr oder weniger ge- rade nach vorne gebracht, schwä- chere Körperund- ulationen während Lokomotion.	stämmig, Unter- schenkel können eventuell nicht gerade nach vor- ne gebracht wer- den, schwache Körperundulatio- nen während Lokomotion.

B) Beziehungen

1. Anthichnium salamandroides:

Anthichnium salamandroides ist eine in Europa häufige und weit verbreitete Fährte. Nach HAUBOLD (1973, S. 7) kommt sie in den autunischen Ablagerungen des Podkrkonose Piedmont Beckens (CSSR), des Thüringer Waldes, der Ilfelder Senke (DDR), wie auch in permokarbonischen Ablagerungen (Stefan und Autun) von Shropshire und South Staffordshire (England) vor. Auch im Unterperm der Lombardischen Alpen wird es vermutet (HAUBOLD & KATZUNG 1975). In dem nun neu hinzukommenden Verbreitungsgebiet des Saar-Nahe-Raumes stellt Anthichnium salamandroides - zumindest lokal - ebenfalls eine der häufigsten Fährtenarten dar. Nach meinen bisherigen Kenntnissen bestehen zwischen den Anthichnium salamandroides-Fährten der oben genannten Verbreitungsgebiete und denen des Saar-Nahe-Gebietes allenfalls gangbedingte Unterschiede. So zeigt etwa der Holotypus DM 5 von Horni Kalna ein extremes primäres Übertreten, wie es bei dem hier behandelten Material zwar selten ist, aber doch zumindest annähernd vorkommen kann (Abb. 74 D). Auch in den Proportionen scheint weitgehend Übereinstimmung zu herrschen, bezeichnend sind die teilweise viel geringeren Gangbreiten der Vorderextremitäten im Vergleich mit den Hinterextremitäten und die damit verbundenen großen Schrittwinkel derselben. Ebenfalls sehr charakteristisch ist das Verhältnis von Stride:scheinbare Rumpflänge, das in der Regel über 1,4 liegt. Bei Auftreten eines geringeren Verhältnisses, wie es etwa das englische Material Bi. U. 1841 (1,2) und Bi. U. RAW 72 (1,3) nach HAUBOLD & SARJEANT (1973, S. 902, 914; Tab. 2, 5) zeigt, muß mit schwierigen äußeren Bedingungen zum Zeitpunkt der Fährtenerzeugung gerechnet werden. Diese Behauptung kann unmittelbar an dem saar-pfälzischen Material LET 263 (Abb. 78) belegt werden. Diese Fährte stellt offensichtlich den Übergang von der Geh- zur Schwimmbewegung dar. Bereits der untere und mittlere Abschnitt der Fährte kann in sehr flachem Wasser erzeugt worden sein, was nach den Rezentversuchen durchaus möglich erscheint. Im oberen Teil der Fährte ist die Kontinuität des Verlaufes gestört, es treten Schleifspuren auf, und nach einem nochmaligen kurzen, erratischen Aufsetzen der ?Hinterextremitäten fehlt jegliches Anzeichen einer "Gehspur". Vermutlich erfolgte hier das endgültige Abstoßen in tieferes Wasser und die reine Anwendung von Schwimmbewegungen. Bezeichnend ist hier und auch bei Bi. U.

RAW 131 (HAUBOLD & SARJEANT 1973, S. 899, Abb. 2 (1), daß trotz des niedrigen Verhältnisses die alternierende Anordnung und die strenge Vorwärtsausrichtung der Füße weitgehend beibehalten wird.

Zusammenfassend läßt sich sagen: die Anthichnium salamandroides-Fährten des Saar-Nahe-Gebietes sind weitgehend identisch mit denen der übrigen europäischen Vorkommen des Stefan und Autun.

2. Limnopus sp.

Generotypus ist Limnopus vagus aus dem "Upper Pennsylvanian" von Kansas (USA). BAIRD (1952, S. 835, Tab. 1) gibt dafür Fußlängen von 30 ohne und 33 mm mit Ferse an, außerdem eine Stridelänge von 140 mm und einen Pace von 110 mm. Was die Fußlängen anbelangt, kann das saar-pfälzische und rheinhessische Material durchaus in diesen Größenordnungsbereich hineinreichen, dagegen scheinen Stride und Pace etwas zu hoch zu sein. Hier muß jedoch berücksichtigt werden, daß nach BAIRDs hypothetischer Rekonstruktion (S. 833, Fig. 1) die Rumpflänge an 90 mm heranreicht, während die größte hier bislang gemessene Rumpflänge bei knapp 80 mm liegt. (Übrigens berechne ich aus dem von BAIRD angegebenen Stride von 110 mm für den möglichen Fährtenenerzeuger eine Femurlänge von wenig mehr als 25 mm. Ein solcher Wert scheint offensichtlich auch der hypothetischen Rekonstruktion BAIRDs zu Grunde gelegt zu sein, soweit dies sich nach der Fig. 1 beurteilen läßt.) Nach der Umrißzeichnung BAIRDs (1952, S. 836, Fig. 2) können durchaus weitgehende morphologische Übereinstimmungen zwischen Limnopus vagus und dem saar-pfälzischen Material bestehen (vgl. Abb. 153). HAUBOLD & SARJEANT (1973, S. 901, Abb. 2, Tab. 2, Taf. III) beschreiben aus dem Stefan B von Shropshire (Großbritannien) eine neue Art Limnopus rawi. Es handelt sich um Fährten relativ großer Tiere, die Fußlängen werden zwischen 33 und 50 mm angegeben. Interessant ist ein Aspekt der Diagnose und zwar der: "verglichen mit anderen Arten liegt die Basis des V. Fußzehes weiter zurück, so daß eine echt verlangerte Ferse entsteht, nicht extra-morphologisch wie z.B. bei L. vagus, L. littoralis oder L. waynesburgensis". Zumindest für eine Form des saar-pfälzischen Rotliegenden, nämlich der der Abbildung 87 B, kann ein weiter zurückliegender V. Fußzahn angenommen werden. Auch liegt die Fußlänge mit ca. 35 mm in dem unteren Dimensionsbereich von Limnopus rawi. Allerdings erscheint der Handeindruck unproportional klein, was jedoch eine Erhaltungsfrage sein kann. Daneben scheint mir die Zehenkonfiguration

allgemein, insbesondere aber die der Zehen I bis III gewisse Übereinstimmungen mit Limnopus rawi zu zeigen. Ein weiteres Charakteristikum von Limnopus rawi soll der Schrittwinkel der Füße sein, "der auch bei randlich primärem Übertreten kaum 80 Grad erreicht". Derartig geringe Schrittwinkel zeigen die Fährten LET 78, LET 9, LET 34 und LET 7.

Zusammenfassend läßt sich etwa sagen: Ein morphologischer Vergleich mit der die Gattung definierenden Art Limnopus vagus läßt die Zuordnung dieser Amphibienfährten zumindest zu der Gattung Limnopus gerechtfertigt erscheinen. Da jedoch gewisse Beziehungen sowohl zu Limnopus vagus als auch zu Limnopus rawi zu bestehen scheinen, ist

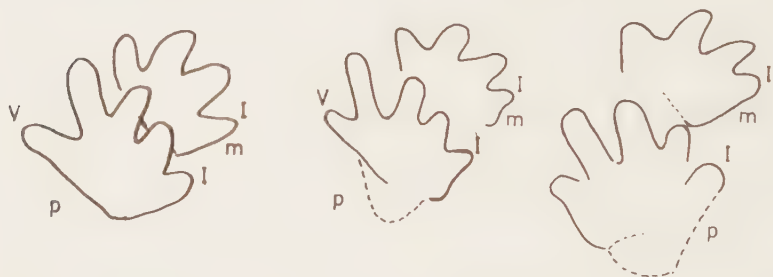


Abb. 153: A) Limnopus vagus nach MARSH 1894 (Plate III, 2);
 B) Limnopus vagus nach BAIRD 1952 (Fig.2) verändert;
 C) Limnopus sp. nach saar-pfälzischem Material (IMS).
 A, B ca. nat. Größe, C ca. x 1,3.

eine korrekte Artzuweisung ohne direkte Kenntnis des Originalmaterials nicht möglich. Dafür sind noch allzuvielen Fragen ungeklärt, insbesondere die der extramorphologischen oder "echten" Natur der charakteristischen Limnopus-Ferse. Wie oben bereits angedeutet, wird für Limnopus rawi aufgrund des weiter zurückliegenden V. Fußzehen eine echte (und nicht eine extramorphologische) verlängerte Ferse gefordert. Allerdings zeigen die Umrißzeichnungen von L. rawi bei HAUBOLD & SARJEANT (1973, S. 899, Abb. 2 (4)) keine eindeutig verlängerte Ferse - wie etwa bei dem saar-pfälzischen Material der Abbildungen 85 B, 86 B angedeutet - sondern eher eine generell verlängerte Fußsohle, wie sie auch in Abbildung 87 B vorzuliegen scheint. Somit müßte die Frage eigentlich lauten, ob eine relativ

kürzere oder eine relativ längere Fußsohle ausgebildet ist, darüber hinausgehende "fersenförmige" Gebilde, wie in Abb. 86 B, halte ich für extramorphologisch, hervorgerufen etwa durch ein sehr flaches Aufsetzen der Hinterextremitäten auf den Boden am Ende der "recovery" bzw. zu Beginn der "propulsive" Phase. Nach den Fußlängen stehen die saar-pfälzischen und rheinhessischen Limnopus-Fährten in etwa zwischen Limnopus vagus und Limnopus rawi.

Abschließend sei noch vermerkt, daß im Becken von Lodève in der "Zone de Transition" = Autun sensu HAUBOLD (1973) Fährten mit Limnopus-Merkmalen vorkommen, die von HEYLER & LESSERTISSEUR (1963, S. 142, Fig. 8, 9; Taf. 1 (2, 3)) als Diversipes proclivis beschrieben wurden. Nach eigenen Messungen am Originalmaterial in Paris liegen diese Fährten im oberen Dimensionsbereich der saar-pfälzischen Formen. Die scheinbaren Rumpflängen betragen 76 bis 81 mm, die Schrittwinkel der Hinterextremitäten liegen entsprechend der unregelmäßigen alternierenden bis wechselseitigen Fahrtenanordnung durchschnittlich unter 80 Grad. Die vierzehigen Handeindrücke sind sehr viel stärker belastet als die Hinterextremitäten, die daher in der Regel äußerst unvollständig überliefert sind. Doch zumindest in einem Falle zeigt ein Fußabdruck eine typische Limnopus-Ferse. M.E. sollte die Gattung Diversipes HEYLER & LESSERTISSEUR 1963 in die Gattung Limnopus MARSH 1894 überführt werden. Bereits HAUBOLD (1973, S. 8) vermutet enge Beziehungen zwischen Diversipes und Limnopus.

3. Amphisauropus imminutus:

Nach HAUBOLD (1973, S. 11) kommt A. imminutus im Autun des Thüringer Waldes (Ob. Manebacher, Goldlauterer und Oberhöfer Schichten), des östlichen Harzvorlandes (DDR), der Innersudetischen Mulde (Polen), des Podkrkonose Piedmont Beckens und der Boskowitz Furche (CSSR) vor. Auch das Unterperm der Lombardischen Alpen soll A. imminutus führen (HAUBOLD & KATZUNG 1975).

Aus stratigraphischer Sicht muß hervorgehoben werden, daß HAUBOLD (1973) A. imminutus in den Ob. Manebacher Schichten des Thüringer Waldes nennt. Bei HAUBOLD & KATZUNG (1975, S. 98, Tab. 2) tritt A. imminutus jedoch keineswegs in oder ab den Ob. Manebacher Schichten auf, sondern erst ab der Basis Ob. Goldlauterer Schichten, die $\pm$ als Grenze Unteres/Oberes Autun betrachtet wird.

Die Übereinstimmungen des saar-pfälzischen Materials von Amphisauropus imminutus mit dem thüringischen Typus-Material sind sowohl

hinsichtlich Morphologie als auch hinsichtlich der Fährtenenden offensichtlich. Hervorzuheben sind insbesondere die häufige, starke Auswärtsdrehung der Fußindrücke, deren teilweise extrem hoher Innendruck und die damit verbundene meist unvollständige Überlieferung der Fußmorphologie. Differenzen morphologischer Art ergeben sich insofern, als daß insbesondere beim Paratypus GN/JF 52 die Fünfzehigkeit der Hände häufiger und deutlicher nachzuweisen ist als beim saar-pfälzischen Material, wo dieser Nachweis nach wie vor ein großes Bearbeitungsproblem darstellt, jedoch nicht unmöglich ist, wie die Abbildung 93 D beispielsweise zeigt. Daneben ist jedoch auch beim thüringischen Material die für das saar-pfälzische Material nahezu normale vierzehige Überlieferungsform der Handindrücke zu beobachten. Was die Fährtenmaße anbelangt, so ist bemerkenswert, daß der Pace der Hinterextremitäten gelegentlich größer ist als der Stride, was nach HAUBOLD (schriftl.Mitt.) auch bei thüringischem Material beobachtet werden kann.

Charakteristisch sind ferner die Schrittwinkel der Vorder- und Hinterextremitäten, die sich sowohl bei dem Typus-Material als auch bei dem südwestdeutschen Material in einem ähnlichen Dimensionsbereich bewegen. Ebenso verhalten sich die Verhältnisse Stride/scheinbare Rumpflänge, die meist den Wert 1,4 nicht überschreiten. Differenzen quantitativer Art ergeben sich aus den Fußlängen. HAUBOLD (1973, S. 11) nennt bekannte Fußlängen zwischen 10 bis 20 mm. Zwar sind die Fußlängen an dem hier behandelten Material selten eindeutig festzulegen, jedoch treten mit Sicherheit Fußlängen von mehr als 20 mm auf. Allerdings spielen dann Fragen der Artabgrenzung zwischen Amphisauropus imminutus und Amphisauropus latus mit hinein.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Ein Vergleich des südwestdeutschen Materials mit dem thüringischen Typus-Material ergibt weitgehende Übereinstimmungen, so daß das Vorkommen von Amphisauropus imminutus im Rotliegenden des südwestdeutschen Raumes gegenüber den ersten Fundmeldungen (FICHTER, 1976) weiter abgesichert werden kann.

HAUBOLD (1973, S. 11) nennt als eine häufige Erscheinung bei Amphisauropus imminutus die "incurvatus"-Variante, die von FRITSCH (1899, S. 97, Fig. 394 (10)) folgendermaßen beschrieben wurde: "Diese sehr schlankfingerige Fährte erinnert an S. lacertoides, aber hat andere Längenverhältnisse der Finger. Die Fährte ist 20 mm breit, und ebenso lang, die Finger sind winkelig gekrümmt und haben

von innen nach außen folgende Längen: 9, 14, 14, 14, 10 mm. Die Ferse ist sehr kurz nach hinten winkelig. Die Platte stammt von Oberkalna, ist rötlich und zeigt Wellenfalten".

HAUBOLD erkennt klar, daß "die Zehenproportionen durch Rutschspuren andere Gestalt angenommen haben" und gibt weitere Beispiele für die "incurvatus"-Erhaltung aus den Goldlauterer Schichten, Hornburger Schichten und Nowa Ruda Schichten (1973, Bilder 19-21) an. Eine annähernd ähnliche Erhaltung liegt mir auch aus der Unt. Lebach Gruppe vor (Abb. 154).

Abb. 154:
Beispiel für eine
"incurvatus"-ähn-
liche Erhaltung
von Amphisauropus
imminutus.

Material: LET,
Unt. Lebach Gruppe
ca. x 0,85.



Im Becken von Lodève kommen in der Zone de Transition = Autun sensu HAUBOLD Fährten vor, die sehr an Amphisauropus imminutus erinnern und von HEYLER & LESSERTISSEUR (1963, S. 148, Fig. 13, Pl. III, Fig. 1) als Crenipes obscurus beschrieben wurden. Neben gewissen Übereinstimmungen in den Fährtenproportionen - besonders hinsichtlich der Gangbreiten von Vorder- und Hinterextremitäten - bestehen durchaus auch Gemeinsamkeiten in den Belastungsverhältnissen und der Morphologie. Hervorzuheben ist insbesondere der extrem hohe Innendruck bei den Fuß eindrücken von Crenipes obscurus, wie er auch für A. imminutus typisch ist. Die Erhaltungsform von Crenipes obscurus kann mit der "incurvatus"-Erhaltung von A. imminutus verglichen werden. Leider scheint der bisherige Materialumfang einen Nachweis der Fünfzeigkeit der Handeindrücke nicht zu erlauben, so daß die Identität von Crenipes obscurus- und Amphisauropus imminutus-Fährten nicht bewiesen werden kann. Es bleibt jedoch festzustellen, daß diese beiden Fährtenarten in einem sehr engen generischen Zusammenhang zu sehen sind.

HAUBOLD (1973, S. 8) führt die Gattung Crenipes in die Gattung Devipes über und nennt die Art obscurus als Synonym von Devipes abrectus. Dies ist auf jeden Fall abzulehnen, da sich Devipes abrectus bei eingehender Überprüfung als Synonym für Gilmoreichnus brachydactylus (PABST 1900) erweisen könnte.

4.2. Amphisauropus imminutus-Amphisauropus latus:

A) Artabgrenzung:

HAUBOLD (1973) gibt für die bekannten Fußlängen von Amphisauropus latus 24 bis 53 mm und von A. imminutus 10 bis 20 mm an. Nach meinen Erfahrungen treten jedoch bei A. imminutus noch Fußlängen von 24 mm auf. In dem Überlappungsbereich fällt eine Artabgrenzung nach morphologischen Gesichtspunkten sehr schwer. Als mögliches Kriterium könnte eventuell eine stärkere Tendenz zu plantigrader Fußhaltung und zu einer gleichmäßigeren Belastung der Fußbeindrücke senkrecht zur Fußlängsachse bei A. latus genannt werden. Diese Kriterien halten jedoch nicht jeder Kritik stand. Die großen Formen von A. latus sind dagegen markant durch ihre sehr viel größeren Fußbreiten als Fußlängen (vgl. Abb. 97 A) - bei A. imminutus ist dieser Unterschied nicht so gravierend. Außerdem können bei A. latus die Handeindrücke relativ breiter und vielleicht auch allgemein größer sein als bei A. imminutus (vgl. Abb. 97 B). Daneben können eventuell die Fuß- und Handzehenwinkel I/V relativ größer sein als bei A. imminutus. Leider konnten bisher von großen Amphisauropus latus-Formen - Fußlängen um 40 mm und darüber - keine vollständigen Fährten geborgen werden. Aber bereits in den Fährten kleinerer Formen kommen gewisse Unterschiede in den Fährtenproportionen gegenüber A. imminutus zum Tragen. So scheinen die Schrittwinkel der Hinterextremitäten generell größer zu sein als bei A. imminutus, ebenso scheint das Verhältnis von Stride/scheinbare Rumpflänge öfter die Grenze von 1,4 überschreiten zu können. Die bisher vorliegenden scheinbaren Rumpflängen von A. latus reichen bis 101,5 mm, nach dem Fußabdruck der Abbildung 97 A zu urteilen, wäre jedoch eine Rumpflänge von 160 bis 200 mm durchaus denkbar. Die scheinbaren Rumpflängen von A. imminutus dagegen reichen allenfalls bis 75 mm.

Nach dem Gesamthabitus der hypothetischen Rekonstruktionen zu urteilen, kann es sich bei dem Erzeuger der A. imminutus-Fährten (Abb. 81 C) im Vergleich zu dem A. latus-Erzeuger (Abb. 99) um ein relativ schlankeres Tier gehandelt haben, wobei der Erzeuger von A. latus während der Lokomotion möglicherweise intensivere laterale Körperundulationen ausführte, was den relativ höheren Stride erklären würde. Beiden gemeinsam kann jedoch sein, daß der Unterschenkel nicht gerade nach vorne gebracht werden konnte.

Es wäre denkbar, daß A. imminutus ein frühes ontogenetisches Stadium von A. latus darstellt. Diese Vermutung kann aber mit dem vorhandenen Material nicht erhärtet werden.

B) Beziehungen:

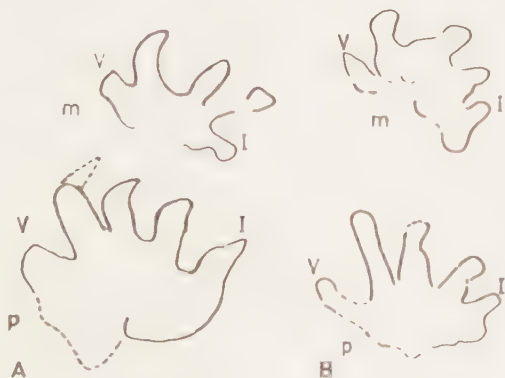
Amphisauropus latus:

Bisher sind gesicherte Vorkommen von Amphisauropus latus aus dem Autun des Thüringer Waldes, des östlichen Harzvorlandes, der Inner-sudetischen Mulde, des Podkrkonose Piedmont Beckens und der Boskowitzer Furche (HAUBOLD 1973, S. 10) veröffentlicht worden. HAUBOLD & KATZUNG (1975, S. 116) nennen ein weiteres sicheres Vorkommen aus dem Unt. Perm der Lombardischen Alpen (Collio Schichten = Ob. Autun sensu HAUBOLD). Als unsicher gilt nach HAUBOLD & SARJEANT (1973, S. 912) das Vorkommen in der Enville Group der englischen Midlands (= Autun sensu HAUBOLD).

Nach teilweiser Kenntnis des umfangreichen Originalmaterials des Museums der Natur Gotha und nach einem eigenen Fund von A. latus im Thüringer Wald sowie nach Fotos, die mir HAUBOLD freundlicherweise zur Verfügung stellte, kann ich außer individuellen Größenunterschieden, graduell unterschiedlichen Zehenspreizungen und generell lithofaziell bedingter "plumperer" bzw. "grazilerer" Ausbildung (vgl. Abb. 155) keine weiterreichenden Unterschiede entdecken, die gegen eine Zuordnung des südwestdeutschen Materials zu Amphisauropus latus sprechen würde.

Abb. 155:

Amphisauropus latus,
A) aus dem Rotliegenden
des Saar-Nahe-Gebietes,
ca. x 0,9;
B) aus dem Rotliegenden
des Thüringer Waldes,
aus HAUBOLD & KATZUNG
(1972a, S. 894), leicht
verändert, ca. x 1,88.



Damit kann das Vorkommen von Amphisauropus latus im südwestdeutschen Rotliegenden gegenüber den ersten Fundmeldungen (FICHTER, 1976) als weitergehend gesichert betrachtet werden, daneben konnte eine große zeitliche und räumliche Ausdehnung dieser Fährten im gesamten Verbreitungsgebiet des südwestdeutschen Rotliegenden belegt werden.

Abschließend ist noch zu bemerken, daß kleinere bzw. mittelgroße Formen von Amphisauropus latus in großer Anzahl auf Schichtflächen mit Strömungswülsten vorkommen, wie etwa in der Ob. Libstat Serie bei Horní Kalná (CSSR) (vgl. dazu HAUBOLD, 1973, Bild 16). Auch im Saar-Nahe-Gebiet sind mittelgroße A. latus sehr häufig auf "wulstigen", z.T. rauen Schichtflächen, was möglicherweise für eine ausgesprochen fazielle Bindung dieser Formen spricht.

4.3. Hyloidichnus arnhardti:

A) Artabgrenzung:

Generell ist die morphologische Ähnlichkeit zwischen Hyloidichnus arnhardti und größeren Anthichnium salamandroides, "normal" großen Amphisauropus imminutus sowie kleineren Formen von Amphisauropus latus sehr groß. Dennoch bereitet eine Artabgrenzung keine größeren Schwierigkeiten, da die Fußabdrücke von Hyloidichnus arnhardti in der Regel sehr flach eingedrückt sind und die Zehen dadurch sehr viel schlanker und länger wirken als bei den übrigen Formen. Außerdem sind die Hände fünfzehig, was allerdings nur bei der Abgrenzung gegenüber A. salamandroides von Bedeutung ist. Ein sehr wichtiges Unterscheidungskriterium gegenüber allen genannten Arten sind jedoch die Belastungsverhältnisse der Füße senkrecht zur Fußlängsachse. Während bei Anthichnium und Amphisauropus zum Teil sehr einseitige Belastung im Sinne von Innendruck vorherrscht, wird bei Hyloidichnus die Belastung gleichmäßiger verteilt. Dieser Unterschied in der Belastungsverteilung muß gleichbedeutend sein mit einem generellen Unterschied in der Struktur des Fußbaues.

Was die Artabgrenzung mit Hilfe der Fährtenmaße anbelangt, so kann gegenüber Anthichnium salamandroides etwa geltend gemacht werden, daß die Gangbreiten der Vorderextremitäten bei vergleichbarer scheinbarer Rumpflänge immer größer sind; gegenüber Amphisauropus

imminutus erreichen die Schrittwinkel der Vorder- und Hinterextremitäten durchschnittlich höhere Werte, außerdem kann das Verhältnis von Stride/scheinbare Rumpflänge bis 1,7 betragen, was für A. imminutus unmöglich ist.

Gegenüber gleich großen Formen von Amphisauropus latus mit ähnlich großem Stride kann angeführt werden, daß der Pace der Hinterextremität, die Gangbreiten von Vorder- und Hinterextremitäten bei Hyloidichnus arnhardti kleiner, die Schrittwinkel dagegen größer sind. Das Verhältnis von Stride/scheinbare Rumpflänge kann sich in ähnlicher Größenordnung bewegen.

Nach der hypothetischen Rekonstruktion der Abbildung 104 D zu urteilen, wurden die Hyloidichnus-Fährten von dem vergleichsweise schlanksten und leichtesten Tier mit annähernd lacertoidem Habitus erzeugt. In diesem Zusammenhang bleibt die häufige Vergesellschaftung leicht eingedrückter Hyloidichnus- mit tief eingedrückten Gilmoreichnus brachydactylus-Fährten hervorzuheben. Dies liefert den indirekten Beweis, daß es sich bei den Hyloidichnus-Fährten-zeugern um sehr leicht gebaute Tiere gehandelt haben muß. Akzeptiert man dies nicht, muß man von der Voraussetzung ausgehen, daß die Gilmoreichnus-Fährten immer zu einem Zeitpunkt erzeugt wurden, zu dem das Sediment sehr weich war, während die Hyloidichnus-Fährten-erzeuger die Sedimentoberfläche immer erst dann überquerten, wenn das Sediment bereits weitgehend abgetrocknet und relativ fester war, was ich für sehr unwahrscheinlich halte.

B) Beziehungen:

Die Gattung Hyloidichnus umfaßt bisher fünf Arten, und zwar die beiden nordamerikanischen Hyloidichnus bifurcatus GILMORE 1927, Hyloidichnus whitei GILMORE 1928, sowie die europäischen Arten Hyloidichnus (Auxipes) major, (HEYLER & LESSERTISSEUR 1963), Hyloidichnus (Auxipes) minor (HEYLER & LESSERTISSEUR 1963) und Hyloidichnus arnhardti (HAUBOLD 1973). Generotypus ist H. bifurcatus aus dem Hermit Shale (Unt. Perm) des Grand Canyon, Arizona. Der Artname bezieht sich auf die Y-förmige Aufspaltung der Fußzehenspitzen II, III und IV. Der Dimensionsbereich dieser Fährte überschreitet bei weitem den der saar-pfälzischen Hyloidichnus-Formen. Der Stride wird von GILMORE (1927, S. 52) mit 180 mm, die Fußlänge mit 42 mm angegeben, und aus der Fig. 25 läßt sich eine scheinbare Rumpflänge von ungefähr 138 mm ableiten. Entsprechend der Größe des Fährten-

erzeugers sind die Eindrücke relativ tief, die Zehen dennoch schlank.

Hyloidichnus whitei - vom selben Fundpunkt und demselben Fundhorizont stammend - ist erheblich kleiner, der Stride wird von GILMORE (1928, S. 5) auf 106 mm und die Fußlänge auf 24 mm geschätzt, dementsprechend sind die Eindrücke sehr viel flacher und die Zehen erheblich schlanker ausgebildet als bei H. bifurcatus. Auch bei H. whitei treten Y-förmige Zehenenden auf, und zwar im Gegensatz zu H. bifurcatus nicht nur bei den Fuß- sondern auch bei den Handzehen. Abgesehen davon, daß die saarpfälzischen Hyloidichnus-Formen in den Größenordnungsbereich von H. whitei hineinreichen und meist ähnlich leicht eingedrückt sind, können auch bei ihnen Y-förmig gespaltene Fuß- und Handzehen vorkommen (vgl. Abb. 101 B). Aus dieser Erscheinung können jedoch keinesfalls artspezifische Zusammenhänge konstruiert werden, denn nach PEABODY (1959, S. 25) ist dieses Phänomen nicht auf gespaltene Endphalangen selbst, sondern auf einen speziellen Bewegungsablauf zurückzuführen. Nach seinen Beobachtungen kann sowohl beim Aufsetzen als auch beim Abheben des Fußes ein "spornartiger" Eindruck entstehen, und aus der Verbindung dieser beiden Eindrücke resultiert der Y-förmige Eindruck. Dabei sind diese Y-förmigen Endungen auf die längeren Zehen beschränkt, da sie zuerst Bodenkontakt gewinnen und ihn zuletzt wieder verlieren. Weiterhin sind nach PEABODY diese gegabelten Eindrücke augenscheinlich mit einem maximalen Stride korreliert (in Verbindung mit einem kraftvollen Vorwärtsschwingen der Extremität) und wurden in den Fährten aller überprüfter Spezies, außer Batrachoseps, als sporadisch auftretend beobachtet.

Ein mögliches Unterscheidungskriterium der saarpfälzischen Formen gegenüber H. whitei und H. bifurcatus könnte sein, daß bei letzteren der V. Fußzeh relativ (bezogen auf die Länge von Zeh II) kürzer zu sein scheint, was jedoch auch eine Frage der Erhaltung sein kann. Außerdem scheint bei H. whitei der Handeindruck länger und schlanker zu sein.

Hyloidichnus (Auxipes) major aus dem Becken von Lodève (Frankreich), - Facies de Rabejac (= Autun sensu HAUBOLD) - bei Rabejac zeichnet sich ebenfalls durch seine Größe aus. HEYLER & LESSERTISSEUR (1963, S. 164) geben einen Stride von 160 mm und eine Fußlänge von ungefähr 35 mm an, auch eigene Messungen am Originalmaterial in Paris

lieferten diese Ergebnisse. Aus dem Hand-Fuß-Abstand von ca. 20 mm und dem Stride läßt sich eine scheinbare Rumpflänge von ca. 100 mm rekonstruieren. Diese Form unterscheidet sich also schon allein durch ihre Größe von dem bisher bekannten saar-pfälzischen Material. Dagegen ist Hyloidichnus (Auxipes) minor aus der "Zone de Transition" (= Autun sensu HAUBOLD) des Beckens von Lodève (bei Le Puech) mit ca. 80 mm scheinbare Rumpflänge bedeutend kleiner, was durchaus dem oberen Variationsbereich des saar-pfälzischen Materials entspricht. Morphologische Unterscheidungskriterien zwischen H. minor und dem saar-pfälzischen Material können kaum genannt werden. Allenfalls liefern eigene Messungen am Typus-Material in Paris einige Hinweise auf Unterschiede in den Proportionen. So zeigt eine Hyloidichnus-Fährte des Saar-Nahe-Gebietes mit einer etwa gleich großen scheinbaren Rumpflänge und einem in etwa vergleichbaren Verhältnis Stride/scheinbare Rumpflänge sowohl einen bedeutend kleineren Pace der Hinter- und Vorderextremitäten als auch eine geringere Gangbreite und geringere Schrittwinkel der Hinterextremitäten als H. minor.

Leider scheint der Umfang des französischen Materials nicht auszureichen, um die Variationsbreite dieser Art zu erfassen. Es könnte durchaus sein, daß H. minor den untersten Dimensionsbereich von H. major vertritt und eher dieser Art zuzuordnen wäre, anstatt eine eigenständige Art zu repräsentieren. Es ist nämlich auffallend, daß bei einer Trennung von Arten einer Gattung, die sich neben einigen (fraglichen) morphologischen Kriterien hauptsächlich durch ihre Größe unterscheiden, diese Trennung, entweder in einem Bereich um 45 mm oder zwischen 78 und 80 mm scheinbarer Rumpflänge, erfolgt - Beispiele:

Gilmoreichnus minimus/G. brachydactylus; Amphisauropus imminutus/A. latus.

Unter diesem Gesichtspunkt ordne ich vorläufig die saar-pfälzischen Hyloidichnus-Formen der einzigen Thüringer Art Hyloidichnus arnhardti (HAUBOLD 1973) zu. Bei dem Holotypus von Hyloidichnus arnhardti handelt es sich um eine kleine Form, deren Proportionen den unteren Dimensionsbereich des saar-pfälzischen Materials markieren. Leider scheint in Thüringen nicht genügend Material vorzuliegen, um die quantitative Variationsbreite der Art zu demonstrieren, aber nach den weitgehenden morphologischen Übereinstimmungen zu urteilen,

ist nach meinen bisherigen Erfahrungen mit Rumpflängen bis 80 mm zu rechnen. Die Überlieferungsform des Holotypus stellt eine morphologische Variante dar, wie sie etwa auch für die Lokalität Sobernheim (vgl. Skizze der Abb. 156) typisch ist. Besonders die Handeindrücke zeigen weitgehende morphologische Übereinstimmungen.

Zusammenfassend läßt sich folgendes sagen: eine Abgrenzung zumindest der drei europäischen Hyloidichnus-Arten nach morphologischen Kriterien kann sich als sehr schwierig erweisen. Deshalb wäre es zweckmäßiger, eine Artentrennung nach den scheinbaren Rumpflängen vorzunehmen.

Demnach würde etwa gelten:

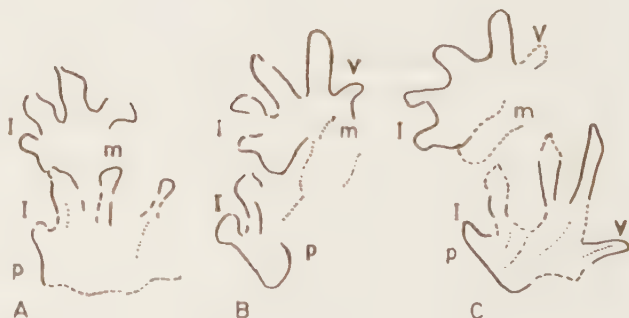
Scheinbare Rumpflänge:

50 - 80 mm Hyloidichnus arnhardti

80 - mehr als 100 mm Hyloidichnus major (einschl. Hyloidichnus minor).

Abb. 156:

Hyloidichnus arnhardti, A und B nach Fotos des Thüringer Holotypus, verändert, ca. x 1,5;
C) saar-pfälzisches Material, SOB, ca. x 1,4



4.4. Gilmoreichnus brachydactylus, Gilmoreichnus minimus

A) Artabgrenzung:

Die Arten der Gattung Gilmoreichnus können insbesondere mit den Arten der Gattung Amphisauropus verwechselt werden. Generelles Unterscheidungskriterium ist die unterschiedliche Belastung der Hinterextremitäten. Während bei Amphisauropus meist Innendruck vorherrscht, zeugen die Gilmoreichnus-Fußeindrücke von einer gleichmäßigeren Belastung, was sich hauptsächlich darin äußert, daß Zeh V häufiger im Eindruck erscheint als bei Amphisauropus. Außerdem wird die Fußsohle vollständiger abgebildet und ist deutlicher begrenzt. Vielfach zeichnen sich die Gilmoreichnus-Fußeindrücke durch eine sich nach proximal verjüngende Form aus, was bei Amphisauropus nicht beobachtet werden kann. Bei Gilmoreichnus sind die Fußzehen I bis IV häufig parallel orientiert, was bei Amphisauropus nur selten der Fall ist. Besonders in solchen Fällen wirkt der Gilmoreichnus-Fußeindruck wesentlich länger und schlanker als der von Amphisauropus. Auch sind die Fußindrücke von Gilmoreichnus in der Regel gerade nach vorne orientiert, während die von Amphisauropus z.T. sehr stark nach außen geneigt sein können.

Bei den Handeindrücken von Gilmoreichnus kann die Fünfzehigkeit häufig leichter nachgewiesen werden als bei Amphisauropus. Charakteristisch gegenüber Amphisauropus ist eine starke Einwärtskrümmung der Handzehen, insbesondere des I. Zehes, der so stark gekrümmt sein kann, daß er sich an den proximo-medianen Sohlenrand anlegt und von diesem kaum noch zu unterscheiden ist (auch die Fußzehen können mit ihren distalen Abschnitten nach innen gekrümmt sein, was zwar oft extramorphologischer Art ist, aber bei Amphisauropus dennoch nicht in diesem Umfang beobachtet werden kann).

Anzeichen von Schwanzschleifspuren sind bei Gilmoreichnus häufiger als bei Amphisauropus.

Was eine Artabgrenzung nach den Fährtenproportionen angeht, so wird dies dadurch erheblich erschwert, daß Gilmoreichnus brachydactylus mit seinen Daten den gesamten Dimensionsbereich Amphisauropus imminutus und annähernd auch den von Amphisauropus latus überdeckt. Im Gegensatz zu Amphisauropus imminutus überschreitet das Verhältnis Stride/scheinbare Rumpflänge oft den Wert 1,4 und der Pace der Hinterextremitäten ist vergleichsweise größer, gelegentlich kann auch der Hand-Fuß-Abstand größer sein. Dagegen sind große

Gilmoreichnus brachydactylus und (nach den scheinbaren Rumpflängen) mittelgroße Amphisauropus latus anhand der Fährtenmaße kaum voneinander zu unterscheiden. Es kann lediglich die Vermutung ausgesprochen werden, daß G. brachydactylus bei weitem nicht die Rumpflängen erreicht, wie sie Amphisauropus latus - nach einigen großen, isolierten Eindrücken zu urteilen - erreichen kann.

Gilmoreichnus minimus zeichnet sich gegenüber G. brachydactylus durch seinen in charakteristischer Weise nach außen gerichteten V. Fußzeh aus. Zwar kann bei G. brachydactylus dies in ähnlicher Weise beobachtet werden, aber nicht so regelmäßig wie G. minimus. Daneben unterscheiden sich die beiden Arten in ihren Größenverhältnissen: bei G. minimus scheinen die Fußlängen keine 20 mm zu erreichen, während diese Grenze bei G. brachydactylus anscheinend nicht unterschritten wird. Auf die scheinbaren Rumpflängen bezogen, bedeutet dies einen Dimensionsbereich von ca. 32 bis knapp 45 mm bei G. minimus und ca. 52 bis 95 mm bei G. brachydactylus. Diese primären Größenunterschiede kommen sehr gut in den hypothetischen Rekonstruktionen der Abbildung 115 A und B zum Ausdruck. Nach diesen Rekonstruktionen war der Gang der möglichen Gilmoreichnus-Erzeuger nicht so stark gespreizt, d.h. die Unterschenkel konnten vielleicht in stärkerem Maße gerade nach vorne gebracht werden als bei den möglichen Amphisauropus-Erzeugern.

Anmerkung: Unter Umständen können G. minimus-Fährten mit kleineren Anthichnium salamandroides-Fährten verwechselt werden. Jedoch sind die Fußindrücke von G. minimus nicht so schlank wie die von A. salamandroides, außerdem sind die Zehen oft stark gekrümmt und enden vielfach spitz, und die Handindrücke sind fünfzehig. Daneben erreichen die Schrittwinkel der Vorderextremitäten meist keine entsprechend großen Werte wie bei A. salamandroides.

B) Beziehungen:

Gilmoreichnus brachydactylus kommt im Ob. Autun des Thüringer Waldes (HAUBOLD 1973, S. 19), in unterpermischen Ablagerungen der englischen Midlands - Enville Beds bei Hamstead - (HAUBOLD & SARJEANT 1973, S. 914) und möglicherweise auch in unterpermischen Ablagerungen der Lombardischen Alpen - Collio Schichten = höheres Autun sensu HAUBOLD & KATZUNG (1975, S. 116) vor.

Die vielen bei G. brachydactylus-Fährten möglichen Überlieferungsvarianten erschweren den direkten Vergleich. Doch zeigt das saar-

pfälzische Material durchaus Übereinstimmungen in der Morphologie mit dem Thüringer Typus-Material, so daß man von weitgehend identischen Fährten sprechen kann (vgl. Abb. 157). Nach den scheinbaren Rumpflängen umfaßt das hier behandelte Gilmoreichnus brachydactylus-Material den Dimensionsbereich von 52 bis 95 mm. Dabei ist interessant zu vermerken, daß der thüringische Paratypus GN/JF 17 mit 749 mm an der untersten Grenze, der Holotypus dagegen mit 7100 mm an der obersten Grenze dieses Dimensionsbereiches liegt. Weit außerhalb dieses Bereiches fällt die Gilmoreichnus brachydactylus-Fährte aus den Enville Beds (HAUBOLD & SARJEANT 1973, S. 914, Tab. 5) und sollte deshalb eventuell besser G. minimus zugeordnet werden.

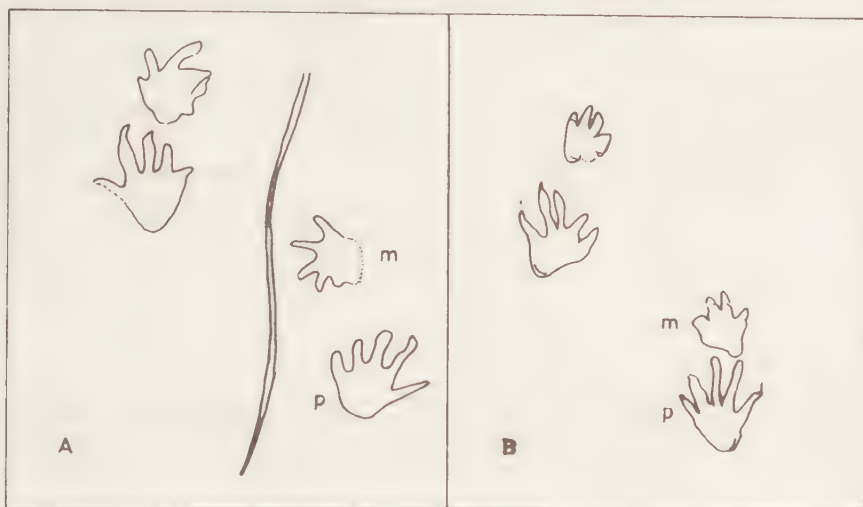


Abb. 157: Gilmoreichnus brachydactylus, A) soar-pfälzisches Material (LET), ca. x 0,85; B) Skizze nach Holotypus aus HAUBOLD & KATZUNG (1972, S. 896, Abb. 3 (2)), etwa 1/2 nat. Größe, etwas vergrößert.

Neben den morphologischen und quantitativen Beziehungen zu dem thüringischen Typus-Material bestehen Überlieferungsvarianten, die dem Typus der Gattung Gilmoreichnus (Hylopus) hermitanus aus dem Hermit shale des Grand Canyon, Arizona sehr nahe kommen (vgl. Abb. 158). Berücksichtigt man die enorme morphologische Variationsbreite bei Gilmoreichnus brachydactylus-Fährten in Abhängigkeit vom Untergrund, so fällt es schwer, außer einem individuellen Größenunterschied objektive Unterscheidungskriterien zwischen

G. brachydactylus und G. hermitanus zu nennen. Wie schon die Rezentversuche zeigten, können die Form der Fußsohle, die Längen der Zehen sowie deren Spreizung vom jeweiligen Untergrund beeinflusst werden. So müßten künftige Untersuchungen, die vor allem auch die quantitative Spannweite erfassen sollten, den Beweis erbringen, ob eine Artentrennung zwischen Gilmoreichnus hermitanus (GILMORE 1927) und Gilmoreichnus brachydactylus (PABST 1900) überhaupt gerechtfertigt ist.

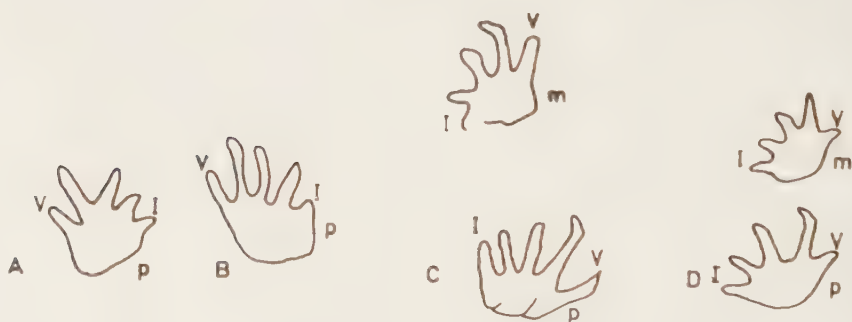


Abb. 158: A und D Generotypus der Gattung Gilmoreichnus: Gilmoreichnus (Hylopus) hermitanus, aus GILMORE 1927 (S. 47, Fig. 21); B und C Gilmoreichnus brachydactylus, saar-pfälzisches Material (LET). A und D etwa $\frac{1}{2}$ nat. Größe, B und C ca. $\times 0,85$.

Dasselbe Problem stellt sich auch zwischen Gilmoreichnus brachydactylus und Gilmoreichnus kablikae, eine Form aus dem Autun des Podkrkonose Piedmont Becken (CSSR). M.E. besteht kein Grund, Gilmoreichnus kablikae (GEINITZ & DEICHMÜLLER 1882) und G. brachydactylus als gesonderte Arten zu behandeln. Demnach hätte die Art kablikae Priorität.

Aus dem Becken von Lodève (Zone de Transition = Autun sensu HAUBOLD) beschrieben HEYLER & LESSERTISSEUR (1963, S. 147) unter der Bezeichnung Crenipes abrectus eine Fahrte mit deutlichen Gilmoreichnus brachydactylus-Merkmalen, wobei besonders die relativ gleichmäßige Druckverteilung in medio-lateraler Richtung auffällt. Die Überlieferungsvariante ähnelt sehr der des saar-pfälzischen Materials der

Abbildung 113 C HAUBOLD (1973, S. 8) führte die Art abrectus in die Gattung Devipes über, betonte aber, daß "bei nachweislich fünfzehigen Händen Beziehungen zu Gilmoreichnus bestünden".

Gilmoreichnus minimus war bisher nur aus dem Autun des Thüringer Waldes bekannt (HAUBOLD 1973, S. 19). Zwar ist der thüringische Holotypus GN/JF 25 schlecht erhalten, zeigt jedoch in den wesentlichsten morphologischen Merkmalen Übereinstimmung mit dem vorhandenen saar-pfälzischen Material (vgl. Abb. 159). Das saar-pfälzische Material erlaubt eine Erweiterung des Dimensionsbereiches von G. minimus. Während HAUBOLD (1973, S. 19, 20; Tab. 4) nur eine Fußlänge von 15 mm und eine scheinbare Rumpflänge von 37 mm nennt, muß mit Fußlängen bis mindestens 18 mm und mit scheinbaren Rumpflängen bis 45 mm gerechnet werden. Demnach wäre bei einer Artabgrenzung nach quantitativen Gesichtspunkten die Gilmoreichnus brachydactylus-Fährte aus den englischen Midlands (Enville Beds) Bi. U. 1842 mit einer scheinbaren Rumpflänge von 34 mm und der Fußlänge von 15 mm eher G. minimus zuzuordnen.



Abb. 159: Gilmoreichnus minimus, A) Holotypus GN/JF 25, aus HAUBOLD 1971 (Abb. 5 (3)); B) saar-pfälzisches Material (LET); A ca. 2/3 nat. Größe, B ca. $\times 0,85$.

4.5. Amphisauroides sp.

A) Artabgrenzung:

Nach den Zehenproportionen nimmt Amphisauroides sp. eine Zwischenstellung zwischen den Fährten der Formenkreise 1 und 2 ein. Bei einigermaßen guter Erhaltung ist eine Verwechslung mit den Fährten der genannten Formenkreise nahezu ausgeschlossen. Denn infolge der längsten III. Zehen und den relativ geringen Längenunterschieden zwischen den Zehen II und IV vermitteln insbesondere die Fußabdrücke einen annähernd "symmetrischen" optischen Gesamteindruck, wie er bei den übrigen Fährtenarten nicht zu beobachten ist. Bei isolierten Funden erschwert diese "Symmetrie" oft sogar eine einwandfreie Orientierung der Fußabdrücke nach der Innen- oder Außenseite.

Leider liegen mir bisher nur Einzelfährten vor, so daß ein Vergleich der Fährtenarten nicht möglich ist.

Die hypothetische Rekonstruktion der Abbildung 120 A - nach Daten des thüringischen Holotypus von Amphisauroides discensus - liefert ein relativ hochbeiniges Tier, das sich von den möglichen, hypothetischen Fährtenenerzeugern der Formenkreise 1 und 2 vor allem durch seine breite Schulter- und schmale Beckenregion unterscheidet.

B) Beziehungen:

Nach HAUBOLD (1973, S. 11) beinhaltet die Gattung Amphisauroides die Arten Amphisauroides discensus (= Generotypus) und Amphisauroides correctus. Beide Arten blieben bisher auf das Autun des Thüringer Waldes beschränkt, wobei A. discensus in einem tieferen stratigraphischen Niveau (= Ob. Goldlauterer Schichten) als A. correctus (= tiefere Oberhöfer Schichten) einsetzen soll. Als Unterscheidungskriterium zwischen den Arten nennt HAUBOLD neben Unterschieden in den Schrittwinkeln, Orientierung der Fuß- und Handachsen und Grad der Zehenspreizung, daß bei Amphisauroides discensus die Hand fast ebenso groß wie der Fuß, bei A. correctus dagegen erheblich kleiner ist. Auch das mir bisher vorliegende saar-pfälzische Material, das aufgrund der speziellen Zehenproportionen einwandfrei der Gattung Amphisauroides zuzuordnen ist, scheint zwei Arten zu umfassen. Allerdings erscheint es mir wichtiger darauf hinzuweisen, daß die eine Art sich durch einen relativ schmalen

Tarsus und einen insgesamt subquadratisch wirkenden Fußeindruck auszeichnet, während die andere Art einen extrem breiten Tarsus und damit einen insgesamt rechteckig wirkenden Fußeindruck zeigt. Dies ist ebenso bei dem thüringischen Typus-Material zu beobachten, und erst dadurch kommen die relativen Unterschiede in den Hand- und Fußgrößen zum Tragen. Demnach wäre die Einzelfährte der Abbildung 118 C Amphisauroides discessus und 118 A Amphisauroides conrectus zuzuweisen.

Dennoch halte ich eine endgültige Artentrennung aufgrund des geringen Materialumfanges für verfrüht. Zum Beispiel liegen mir keinerlei Daten über die Fährtenproportionen vor, und auch die mögliche morphologische Variationsbreite ist nicht genau faßbar.

4.6. Foliipes abscisus/Jacobiichnus caudifer:

A) Artabgrenzung:

Sowohl Foliipes abscisus als auch Jacobiichnus caudifer sind in ihrem morphologischen Erscheinungsbild sehr charakteristisch. Als Hauptunterscheidungskriterien gegenüber anderen Fährtenarten sind in erster Linie die subparallel bis parallel orientierten Fußzehen I und II einerseits, III und IV andererseits, die generell zu beobachtende Tendenz zum auswärts gerichteten Umbiegen insbesondere der letztgenannten Zehen, die häufige Verlängerung der inneren Fußzehen durch Schleifspuren sowie die morphologische Trennung von Fußsohle und Zehen oder das Fehlen eines Sohleneindrucks überhaupt zu nennen. Auch die Fährtenanordnung unterscheidet sich von der anderer Fährtenarten, sie reicht von einer alternierenden bis zu einer sehr unregelmäßigen, wechselseitigen Anordnung. Und eben diese unterschiedlichen Fährtenanordnungen könnten zu der Annahme führen, daß es sich bei den möglichen Fährtenenerzeugern nicht um Tiere mit einem relativ kurzen, sondern mit einem relativ langen coupling value handeln könnte. Demnach müßten die in den Tabellen 21 und 22 angegebenen scheinbaren Rumpflängen in etwa verdoppelt werden. Bei den hypothetischen Rekonstruktionen der Körperproportionen aus Jacobiichnus caudifer-Fährten wurden beide Interpretationsmöglichkeiten berücksichtigt (vgl. Abb. 126 A; 131 A). Gleiches könnte auch für Foliipes abscisus gelten, auch wenn diese öfters streng alternierend angeordnet sind. Wie das Beispiel der

Abbildung 131 C zeigt, können Tiere mit einem coupling value über 1,6 theoretisch auch alternierend angeordnete Fährtenbilder erzeugen, allerdings muß dann der Hand-Fuß-Abstand und die scheinbare Rumpflänge entsprechend interpretiert werden, was bei fossilen Fährten naturgemäß sehr schwierig ist.

Die morphologischen Beziehungen zwischen Foliipes abscisus und Jacobiichnus caudifer sind sehr eng, so daß eine Artabgrenzung hauptsächlich nach quantitativen Aspekten erfolgt. Selbst bei ähnlich großen scheinbaren Rumpflängen sind Pace und Gangbreiten der Vorder- und Hinterextremitäten bei Jacobiichnus caudifer sehr viel geringer als bei Foliipes abscisus. Dementsprechend sind auch die Schrittwinkel von Jacobiichnus caudifer durchschnittlich größer. Der Stride von Jacobiichnus caudifer schwankt zwischen 32 und 56 mm, während der von Foliipes abscisus zwischen 43 und 99 mm liegt.

B) Beziehungen:

1. Foliipes abscisus:

Gattung und Art wurden von HEYLER & LESSERTISSEUR 1963 (S. 144) an Material aus dem Becken von Lodève - "Zone de Transition" (= Autun sensu HAUBOLD & KATZUNG 1975) aufgestellt. Offensichtlich existiert kein Original des Holotypus, sondern lediglich ein im Gelände abgenommener und als Plastotypus bezeichneter Abguß. Die plantigraden Eindrücke sind von sehr schlechter Erhaltung, wobei die Fußzehen vermutlich nicht mit ihren wahren Längen und die Handeindrücke nur vierzehig überliefert sind. Das eigentliche Charakteristikum dieser Art, nämlich die subparallele bis parallele Orientierung der Zehen und ihr nach außen gerichtetes Umbiegen ist deutlich zu erkennen. Ein gewisser Unterschied gegenüber saarpfälzischem Material besteht in der leichten Einwärtsdrehung der Handeindrücke, doch kann dies durchaus lokomotorisch bedingt sein. Größenordnungsmäßig liegt der "Plastotypus" mit ca. 89 mm scheinbarer Rumpflänge im oberen Dimensionsbereich des saarpfälzischen Materials. Auffallend sind die durchschnittlich gleich großen Pacewerte für die Vorder- und Hinterextremitäten. Dies ist gelegentlich auch bei dem saarpfälzischen Material zu beobachten; sind sie jedoch nicht gleich, unterscheiden sie sich in den meisten Fällen nur um ca. 4-6 mm. Die durchschnittliche Gangbreite der Hinterextremitäten ist beim Plastotypus überdurchschnittlich groß.

Aber auch das saar-pfälzische Material zeigt relativ hohe Gangbreiten, was sich unmittelbar in niedrigen Schrittwinkeln bemerkbar macht, ihr Gesamtdurchschnitt liegt mit 73,5 Grad sehr dicht bei dem des Plastotypus (72,8 Grad).

Insgesamt läßt sich etwa sagen: Berücksichtigt man die schlechte Erhaltung des "Plastotypus", so zeigt er jedoch genügend artspezifische Merkmale, die auch das saar-pfälzische Material auszeichnen, seine Zuordnung zur Art Foliipes abscisus halte ich demnach für gerechtfertigt. Allerdings muß darauf hingewiesen werden, daß F. abscisus-Fährten meist in speziellen morphologischen Varianten vorliegen, und die tatsächliche Morphologie der Füße und Hände noch weitgehend unbekannt sind. Am nächsten könnte ihr der Fuß- und Handeindruck der Abbildung 121, 123 A und der Handeindruck der Abbildung 123 D kommen. Aus diesen Eindrücken läßt sich, im Vergleich mit den übrigen Überlieferungsvarianten, eine Rekonstruktion der tatsächlichen Hand- und Fußmorphologie versuchen (Abb. 160 A, B).

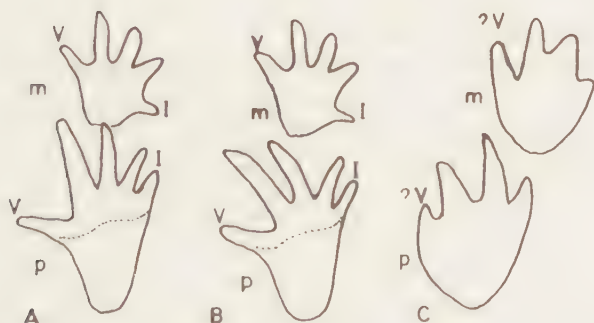


Abb. 160: Versuch einer Rekonstruktion vollständiger Fuß- und Handeindrücke von Foliipes abscisus, A) mit gerade gestellten Zehen III und IV; B) mit "normal" nach außen umgebogenen Zehen III und IV; C) Überlieferungsvariante des "Plastotypus" aus dem Becken von Lodève. A und B ca. x 1,3; C nat. Größe.

Enge generische Beziehungen bestehen sicherlich zu Acutipes decesus - ebenfalls aus dem Becken von Lodève, "Zone de Transition" - (HEYLER & LESSERTISSEUR 1963, S. 150), das HAUBOLD (1971, S. 28) als Synonym für F. abscisus betrachtete, später jedoch (HAUBOLD &

KATZUNG 1975, S. 115) wie Foliipes als nicht näher interpretierbare Fährte bezeichnete. M.E. lassen Merkmale wie Zehenproportionen und Zehenstellung, langgezogene Fußsohle sowie deren Trennung von den Zehen eine Zuordnung zur Gattung Foliipes gerechtfertigt erscheinen. Im Gegensatz zu Foliipes abscisus jedoch macht sich eine deutliche Tendenz zur Einwärtsdrehung der Fußachsen bemerkbar, so daß doch eine eigene Art "Foliipes decessus HEYLER & LESSERTISSEUR 1963" vorliegen kann.

Weitere Beziehungen könnten zu Serripes pectinatus HEYLER & LESSERTISSEUR 1963 (S. 155) - von demselben Fundort wie "Acutipes" - bestehen. Die gegenüber Foliipes abscisus unregelmäßigere Fährtenanordnung kann auf unterschiedlicher Ganggeschwindigkeit beruhen, so daß sich Serripes pectinatus letzten Endes als Synonym für Foliipes abscisus oder decessus erweisen könnte. HEYLER & LESSERTISSEUR (1963) betrachten die genannten Fährten als stegocephaloid, was aufgrund der beim saar-pfälzischen Material eindeutig nachweisbaren Fünfzehigkeit der Hände und der Belastungsverhältnisse abgelehnt werden muß. Es handelt sich mit einiger Sicherheit um Reptilienfährten.

2. Jacobiichnus caudifer:

In der Diagnose zu dieser Art schreiben ANDREAS & HAUBOLD (1975, S. 38): "Fährten kleiner vierfüßiger Tiere, Hand- und Fußbeindrücke in dichter Folge angeordnet, Stridelänge 3-5 cm, Gangbreite 2-3 cm, Länge der Eindrücke bis 15 mm, meist mit deutlichem Sohleneindruck. Zehen zugespitzt, subparallel, nach vorne gerichtet, nur V. Zeh seitlich abgespreizt, innere Zehen erscheinen durch Schleifspuren meist am längsten. Im allgemeinen ist eine deutliche, relativ breite Schwanzschleifspur sichtbar".

Im wesentlichen zeigt das saar-pfälzische Material die aufgeführten Merkmale, wobei allerdings einige Anmerkungen notwendig sind. Die dichte Folge der Hand- und Fußbeindrücke bedeutet nicht notwendigerweise, daß eine alternierende Anordnung ausgeschlossen ist, nur muß beim Vorliegen einer alternierenden Anordnung die Frage geklärt werden, ob sie primär oder sekundär ist. Bei vorliegender alternierender Fährtenanordnung besteht oft der Eindruck, als ob das fährtenerzeugende Tier speziell mit den Vorderextremitäten leicht seitwärts ging, was nach PEABODY (1959, S. 19) besonders typisch für "longer coupled" Tiere ist, so daß die alternierende Anordnung sekundär sein kann, und die hypothetische Rekonstruktion mit langem

Rumpf (Abb. 131 A) vielleicht zutreffender ist als die mit kurzem (Abb. 126 A). Der Variationsbereich der Stridelängen kann gegenüber der oben genannten Diagnose etwas erweitert werden, da die Stridelängen durchschnittlich knapp an 57 mm heranreichen können, die Gangbreiten dagegen können auch geringer als 20 mm sein.

Die Zehen sind zwar subparallel, können jedoch durchaus auch (wie bei Foliipes) nach außen umgebogen sein. Eine deutliche, relativ breite Schwanzschleifspur ist bei dem saar-pfälzischen Material nur in einem Falle vorhanden, allerdings sind die dazugehörigen Hand- und Fußindrücke nur sehr undeutlich.

Als bisheriges Vorkommen geben ANDREAS & HAUBOLD (1975) das obere Autun des Thüringer Waldes und des Krkonose Beckens (CSSR) an. Hinzu kommt nun das neue Vorkommen im Rotliegenden des Saar-Nahe-Gebietes.

4.7. Varanopus microdactylus:

A) Artabgrenzung:

Varanopus microdactylus könnte bei oberflächlicher Betrachtung noch in den Formenkreis 1 eingeordnet werden. Doch gibt es einige Merkmale, die die Fuß- und Handeindrücke dieser Fährte charakterisieren und von denen des genannten Formenkreises deutlich unterscheiden. In erster Linie ist hier der fünfte Fuß- und Handzeh zu nennen, der gegenüber Zeh IV kaum zurückliegt und infolge seines Abspreizens nach außen das morphologische Erscheinungsbild entscheidend prägt. Außerdem treten sowohl bei den Fuß- und Handzehen wechselnde, aber charakteristische Zehengruppierungen auf, wie sie bei anderen Fährtenarten in dieser Art und Weise kaum zu beobachten sind. Beispielsweise können die Zehen I, II und III sehr dicht zusammenstehen, während die Zehen IV und V von dieser morphologischen Einheit mehr oder weniger "isoliert" erscheinen. In anderen Fällen können auch die Zehen II bis IV oder II und III eine solche morphologische Einheit bilden.

Speziell der erste Fußzeh kann stark nach innen gekrümmt sein, was bei den Fußindrücken anderer Fährtenarten als ungewöhnlich bezeichnet werden müßte, hier aber durchaus "normal" zu sein scheint. In verschiedenen Erhaltungen wirkt bei den Handeindrücken insbesondere Zeh IV länger, schlanker und gerader als bei anderen Fährten.

Leider liegen mir nur wenige, äußerst unvollständige Fährtenabfolgen vor, so daß ein Vergleich der Meßdaten kaum Unterscheidungskriterien erbringt.

M.E. läßt Varanopus microdactylus bereits lacertoide Grundzüge erkennen, was durchaus auch in dem Gesamthabitus der hypothetischen Rekonstruktion (Abb. 120 B) zum Ausdruck kommt. Vergleichbar ist dieser Habitus unter den hypothetischen Fährtenenerzeugern der Formenkreise 1 und 2 am ehesten noch mit dem des möglichen Hyloidichnus arnhardi-Erzeugers (Abb. 104 D), so daß hier möglicherweise eng verwandte Formen vorliegen, die die Basis einer "echten" lacertoiden Gruppe darstellen könnten.

B) Beziehungen:

Nach HAUBOLD (1973, S. 13) kommt Varanopus microdactylus im oberen Autun und unteren Saxon des Thüringer Waldes und im Autun der

Boskowitz Furchen vor. Ein fragliches Vorkommen von Varanopus microdactylus geben HAUBOLD & KATZUNG (1975) in den Dolomiten an.

Sowohl der Holotypus GN 1785 als auch der Paratypus JPM P 1322 stammen aus demselben lithofaziellen Komplex, nämlich dem Tambacher Sandstein. Insbesondere der Paratypus zeigt in auffälliger Weise die morphologische "Einheit", welche die Fußzehen I, II und III miteinander bilden. Dieses Charakteristikum ist in "fortlaufenden" Fährten des saar-pfälzischen Materials in noch erheblich übersteigertem Maße zu beobachten (Material: SOB, große Platte), allerdings ist dann Zeh IV kaum und Zeh V überhaupt nicht mehr auszumachen. Die Variabilität gerade in der Zehenkonfiguration, die bei Einzelfährten des saar-pfälzischen Materials auftritt, kann bei dem thüringischen Material in dem Maße nicht studiert werden, lediglich die Fährte GN 2052 aus den Oberhöfer Schichten (stratigraphisch tiefster Nachweis in Thüringen) zeigt geringe Änderungen in der Zehenkonfiguration. Dieser Mangel an Vergleichbarkeit dürfte in erster Linie auf lithofazielle Unterschiede der fährtenführenden Schichten zurückzuführen sein, zum anderen aber ist Varanopus microdactylus eine relativ seltene Form und der Materialumfang dementsprechend gering.

Im übrigen halte ich die Übereinstimmung für so weitreichend, daß keine Bedenken bestehen, das saar-pfälzische Material der Art Varanopus microdactylus zuzuweisen (vgl. Abb. 161).

Abb. 161:

Varanopus

microdactylus,

A) Skizze nach

Foto des Para-

typus, ca. x

1,0;

B) Skizze nach

Foto GN 2052

aus den Ober-

höfer Schich-

ten, ca. x

0,8;

C) saar-pfäl-

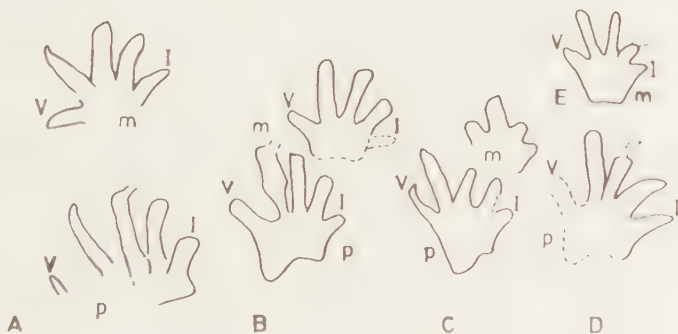
zisches Mate-

rial (SOB),

ca. x 1,3;

D) dito, etwas rekonstruiert, ca. x 0,8;

E) Handeindruck, nicht zu D gehörend, ca. x 1,0.



4.8. Ichniotherium cottae/Dimetropus leisnerianus:

A) Artabgrenzung:

Im südwestdeutschen Rotliegenden konnten bisher keine zusammenhängenden Ichniotherium cottae- oder Dimetropus leisnerianus-Fährten geborgen werden. Die isoliert gefundenen Hand- oder Fußindrücke, Einzelfährten bzw. fragmentäre Fährten unterscheiden sich in der Regel allein schon durch ihre Größe von den meisten übrigen Fährtenarten des Rotliegenden. Dennoch bestehen gewisse Verwechslungsgefahren. So könnten fragmentär überlieferte Hand- oder Fußindrücke von Ichniotherium cottae vor allem mit Limnopus haussei - nach HAUBOLD 1973 (S. 9) Fährten großer Temnospondylen - aus dem Autun des Döhlener Beckens verwechselt werden. Die Größenordnungsbereiche dieser beiden Fährtenarten scheinen sich nahezu vollständig zu "überlappen", und auf den ersten Blick scheint die morphologische Ähnlichkeit recht groß zu sein. Allerdings nimmt HAUSSE (1910, S. 12) für L. haussei eine echte Vierzehigkeit der Vorderextremitäten an, außerdem weisen seine Vermessungen und auch die Umrißzeichnungen der wichtigsten Platte (Platte 1 nach HAUSSE) den dritten Fußzeh als längsten Zeh aus. Beide Merkmale treffen nicht für Ichniotherium cottae zu. Allerdings ist ein Fußbau mit längstem III. Zeh auch für die Gattung Limnopus recht ungewöhnlich und die Belastungsverhältnisse sind m.E. nicht mit Amphibien als Erzeuger dieser Fährten in Einklang zu bringen. Somit müßte in erster Linie überprüft werden, ob die Vierzehigkeit der Vorderextremitäten und der längste III. Fußzeh nicht doch als Überlieferungsvarianten zu deuten sind. Sollte dies zutreffen, so wären aufgrund der starken Spreizung der Handzehen eher Beziehungen zu Amphisauropus latus als zu Ichniotherium cottae anzunehmen. Damit wurde bereits angedeutet, daß Ichniotherium cottae und Amphisauropus latus unter Umständen morphologisch bis zu einem gewissen Grade ähnlich sein können. Jedoch unterscheidet sich Ichniotherium cottae durch die bevorzugte Belastung des zentralen Fußabschnittes von Amphisauropus latus, wo meist ausgeprägter Innendruck vorherrscht. Außerdem sind die Fußindrücke von Ichniotherium cottae in der Regel gerader nach vorne orientiert und die Handzehen sind nie so extrem stark gespreizt, wie dies bei Amphisauropus latus der Fall sein kann. Die hypothetische Rekonstruktion der Abbildung 120 C, die auf Daten

des thüringischen Typusmaterials beruht, zeigt ein Tier mit relativ längerem Rumpf als die der meisten übrigen möglichen Fährten-erzeuger, was nach dem relativ größeren Hand-Fuß-Abstand ja auch zu erwarten wäre.

Kleine Formen von Dimetropus leisnerianus könnten mit großen Gilmoreichnus brachydactylus verwechselt werden. Jedoch sind die Dimetropus-Fußeindrücke meist relativ länger, Zeh V scheint weiter zurückzuliegen und wird nie so stark abgespreizt, wie dies bei Gilmoreichnus-Fußeindrücken öfters zu beobachten ist. Außerdem scheint bei den Handeindrücken die Ferse kräftiger und deutlicher ausgebildet zu sein als bei Gilmoreichnus, was u.a. auf stärkeren Außendruck schließen läßt.

Große Formen von Dimetropus leisnerianus können außer mit Ichniotherium sonst kaum mit anderen Fährten des europäischen Unterperms verwechselt werden. Außerhalb Europas treten jedoch wiederum Limnopus-Formen - etwa Limnopus (Thenaropus) heterodactylus (KING 1845) des oberen Pennsylvanian von Westmoreland County, Pennsylvania - mit Dimetropus-Merkmalen auf. Nach KING (1845, S. 348, 349) zeichnet sich der Fußabdruck von Limnopus (Thenaropus) heterodactylus durch eine lange, schmale Sohle aus, die in einer deutlichen Ferse endet, und der V. Fußzoh liegt weit zurück, scheint aber nach den Abbildungen KINGS (Fig. 7 a-c) stärker nach außen abgespreizt zu sein als etwa bei D. leisnerianus. Außerdem sollen die Vorderextremitäten nur vierzehig sein. Bei Nachweis von fünfzehigen Handeindrücken müßten die Beziehungen von Limnopus (Thenaropus) heterodactylus zu Dimetropus und insbesondere zu D. leisnerianus überprüft werden.

Wie oben bereits angedeutet, können verschiedene Überlieferungsvarianten von Ichniotherium cottae und Dimetropus leisnerianus einander recht ähnlich sein. Dies trifft insbesondere dann zu, wenn die Ichniotherium-Fußeindrücke nur unvollständig eingedrückt sind und dementsprechend lang und schmal wirken (vgl. Abb. 135 C). So beschrieben beispielsweise STAPF & SUES (1974, S. 9 ff) einen Eindruck als Fußabdruck von Ichniotherium cottae, der sehr lang und schmal ausgebildet ist. Nach der Übersichtsaufnahme der zusammengesetzten Fährtenplatte und deren Skizze (STAPF & SUES 1974, Abb. 3a, b) muß es sich jedoch um einen Handabdruck handeln, andernfalls würde vollständiges ?primäres oder ?sekundäres Übertreten oder ein ungewöhnlich großer Hand-Fuß-Abstand vorliegen, was für

Ichniotherium cottae untypisch wäre. Handelt es sich aber tatsächlich um einen Handeindruck, so ist die Zuordnung zu Ichniotherium cottae keinesfalls gerechtfertigt, denn gerade in den Handeindrücken unterscheiden sich die beiden Fährtenarten sehr deutlich. Während sie bei Ichniotherium cottae breit rechteckig bis breit oval ausgebildet sind, erscheinen sie bei Dimetropus leisnerianus eher langgezogen. Außerdem zeigt der von STAPF & SUES beschriebene Eindruck sehr hohen Außendruck und eine deutliche Druckentlastung proximal der Zehen I und II. Beides ist m.E. für Dimetropus leisnerianus-Handeindrücke typisch. Daneben sind die Zehen länger und schlanker, als dies bei Ichniotherium cottae-Handeindrücken für gewöhnlich der Fall ist. Die breiten Zehenenden (vgl. Abb. 136 D) sind zwar bemerkenswert, dürften aber eher auf die Art und Beschaffenheit des Substrates denn auf breite, stumpfe Klauen zurückzuführen sein, und stellen somit lediglich eine spezielle Überlieferungsvariante dar.

Bei guter und vollständiger Überlieferung unterscheiden sich auch die Fußeindrücke der beiden Arten recht deutlich. Die Fußeindrücke von D. leisnerianus sind relativ länger und schmaler mit schlankeren Fußzehen, außerdem liegt der V. Fußzeh vermutlich sehr viel weiter zurück als bei Ichniotherium cottae.

B) Beziehungen:

1. Ichniotherium cottae:

Nach HAUBOLD (1973, S. 24) und HAUBOLD & KATZUNG (1975) kommt Ichniotherium cottae im Autun und Saxon vor. Als Verbreitungsgebiete werden genannt: Thüringer Wald, Südharzrand, Flechtinger Scholle (südwestlich Bebertal), Podkrkonose Piedmont Becken (CSSR), Boskowitz Furche (CSSR), Innersudetische Mulde (Polen), und die englischen Midlands - Hamstead bei Birmingham.

Die Vielzahl der möglichen Überlieferungsvarianten sowie der geringe Umfang des saar-pfalzischen und rheinhessischen Materials erschweren den direkten Vergleich mit dem thüringischen Typus-Material. Die Größe der Eindrücke, die Zehenproportionen sowie die Form der Fußsohle - soweit überhaupt erkennbar - sprechen für eine Zuordnung zur Art Ichniotherium cottae. In einzelnen Fällen steht die scheinbare Vierzehigkeit der Vorderextremität (vgl. etwa Abb. 135 B) dieser Zuordnung entgegen, doch auch das Thüringer Material zeigt verschiedentlich eine weitgehende Trennung des I. Handzehes von dem

Übrigen Eindruck, so daß bei einer andersartigen lithologischen und physikalischen Beschaffenheit des Substrates vierzehige Handeindrücke durchaus vorgetäuscht werden können. Eine für Ichniotherium cottae typische und direkt mit Material aus dem Tambacher Sandstein Thüringens vergleichbare Überlieferungsform stammt von der Lokalität Sobernheim (vgl. Abb. 135 C).

Als weitere Ichniotherium-Arten des westeuropäischen Unterperms nennt HAUBOLD (1973, S. 25) Ichniotherium aequalis (HEYLER & LESSERTISSEUR 1963) aus dem Autun und Ichniotherium giganteum (HEYLER & LESSERTISSEUR 1963) aus dem Saxon des Beckens von Lodève und vermutet "spezifische Identität mit Ichniotherium cottae". Leider war diese Frage mit Hilfe des Gipsabgusses von Ichniotherium aequalis, der mir in Paris vorgelegen hat, nicht zu klären.

Einen "phylogenetischen und zeitlichen Vorläufer des rotliegenden Ichniotherium cottae" wollen HAUBOLD & SARJEANT (1973, S. 907) in Ichniotherium willsi aus dem Stefan Englands (Keele Group) erkannt haben. Die Unterscheidung gegenüber Ichniotherium cottae und die Einstufung als dessen Vorläufer beruht darauf, daß "die Fußsohle noch nicht einheitlich ist. Abgesetzt von der Sohle findet sich ein gesondertes kleines Basispolster, das vom Calcaneus herkommen dürfte" (HAUBOLD & SARJEANT 1973, S. 905).

2. Dimetropus leisnerianus:

Nach HAUBOLD (1973) kommt Dimetropus leisnerianus im Autun und Saxon und zwar in der Innersudetischen Mulde, im Thüringer Wald und in den englischen Midlands (Enville Group) vor. Wie Ichniotherium cottae zeichnet sich auch Dimetropus leisnerianus durch eine Fülle von möglichen Überlieferungsvarianten aus. Somit sind die Vergleichsmöglichkeiten stark eingeschränkt, zumal der Materialumfang nicht gerade groß ist. Insgesamt läßt sich jedoch aus der Summe des zur Verfügung stehenden Materials eine Fuß- und Handmorphologie rekonstruieren, die gute Übereinstimmungen mit dem Dimetropus leisnerianus-Material des Tambacher Sandsteines erkennen lassen. M.E. sind diese Übereinstimmungen insbesondere in den langgezogenen Fußindrücken mit langen, schlanken, meist subparallel orientierten Zehen I bis IV, deutlich zurückliegendem Zeh V und mehr oder weniger tief eingedrückter Ferse zu sehen. Auch die Handeindrücke zeigen mit ihren subparallel orientierten Zehen II, III und IV sowie der etwas schlankeren Ferse gute Übereinstimmungen. Abweichend von dem

Tambacher Material kann der V. Handzeh eventuell stärker nach außen gespreizt sein (vgl. Abb. 162).

Enge morphologische Beziehungen bestehen sicherlich auch zu Dimetropus salopensis (HAUBOLD & SARJEANT 1973) aus dem Stefan Englands (Keele Group). HAUBOLD & SARJEANT (1973, S. 906) betonen denn auch, daß "D. salopensis in dem Erscheinungsbild dem rotliegenden D. leisnerianus entspricht, von dem sich gleiche Erhaltungsformen im Tambacher Sandstein (Saxon) des Thüringer Waldes finden". Die Artentrennung erfolgte nach quantitativen Aspekten, da beide Arten in Gangbreite und Schrittwinkel differieren sollen.

Als weitere Dimetropus-Art nennt HAUBOLD (1973, S. 21) Dimetropus hicklingi (NOPCSA 1923) aus dem unteren Oberperm Englands. Morphologische Beziehungen des saar-pfälzischen Materials zu Dimetropus hicklingi sind abzulehnen, da der Fußbau dieser Form relativ breiter zu sein scheint, und Zeh V keinesfalls in dem Maße zurückliegt wie bei dem hier untersuchten Material (vgl. Abb. 162).

Abb. 162:

A) Rekonstruktion eines Fußeindrucks von Dimetropus leisnerianus

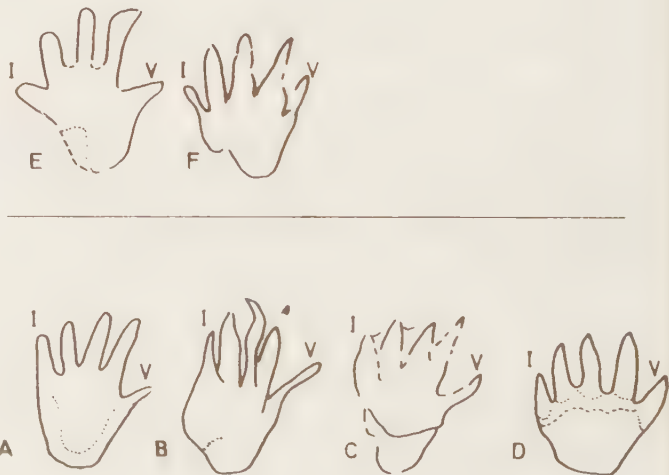
nach saar-pfälzischem Material, ohne Maßstab;

B) Dimetropus leisnerianus aus dem Tambacher Sandstein, nach HAUBOLD & KATZUNG (1972), ca. x 0,26; Fußeindruck;

C) D. salopensis nach HAUBOLD & SARJEANT 1973, Fußeindruck, ca. x 0,34;

D) D. hicklingi aus HAUBOLD 1971, Fußeindruck, ca. x 0,25;

E) Rekonstruktion eines Handeindrucks von D. leisnerianus nach saar-pfälzischem Material, ohne Maßstab; F) Handeindruck von D. leisnerianus des Tambacher Sandsteines, aus HAUBOLD 1971, ca. x 0,33.



4.9. Palmichnus renisus/Phalangichnus cf. simulans

A) Artabgrenzung:

Von diesen beiden Fährtenarten, die bisher nur im Rotliegenden Rheinhessensnachgewiesen werden konnten, liegen keine größeren Fährtenabfolgen, sondern lediglich isolierte Eindrücke und Einzelfährten in z.T. recht mäßiger Erhaltung vor. Dennoch erscheint mir die Unterscheidung dieser Formen gegenüber anderen Fährtenarten anhand einiger auffallender Charakteristika durchaus möglich. Hand- und Fußindrücke von Palmichnus renisus unterscheiden sich vor allem dadurch von denen anderer Fährten, daß der proximal von Zeh V gelegene Sohlenanteil sehr mächtig und mehr oder weniger deutlich von der übrigen Sohle abgesetzt sein kann. Oft ist damit ein starker Außendruck verbunden.

Hand- und Fußindrücke von Phalangichnus-Fährten unterscheiden sich von den meisten anderen Fährtenarten durch ihre deutliche Staffelung der Zehen und die recht gleichmäßige Längenzunahme der Zehen II, III und IV. Diese gleichmäßige Längenzunahme bedeutet einen ganz erheblichen Unterschied gegenüber Dromopus lacertoides etwa, wo ja auch eine Staffelung der Zehen zu erkennen ist, Zeh IV aber unverhältnismäßig länger ist als II und III.

SCHMIDT (1959, S. 48) weist darauf hin, daß Phalangichnus und Palmichnus einander in Größe und allgemeinem Habitus recht ähnlich sein können. Als Unterscheidungskriterien nennt er den mehr subquadratischen Umriß und die Einteilung in der Fußfläche zwischen den Zehen I-IV einerseits und V andererseits von Palmichnus. Diese Unterscheidungskriterien sind z.T. wenigstens recht brauchbar, müssen aber unmittelbar in Verbindung mit den unterschiedlichen Belastungsverhältnissen gebracht werden. Während bei Palmichnus-Fährten der Belastungsdruck sehr oft auf die äußersten Fuß- und Handbereiche verlagert werden kann, scheint dies bei Phalangichnus nicht möglich zu sein.

Aus dem allgemein ähnlichen Habitus der Fährten resultiert auch eine recht große Ähnlichkeit im Gesamthabitus der hypothetischen Fährtenenerzeuger (vgl. Rekonstruktionen der Abb. 140 B, C), nur erscheint der mögliche Fährtenenerzeuger von Palmichnus etwas plumper und schwerfälliger als der von Phalangichnus. Der Gesamthabitus der hypothetischen Rekonstruktion von Palmichnus ist in etwa mit dem

der hypothetischen Fährtenerzeuger von Hyloidichnus oder Varanopus zu vergleichen. Allerdings werden für den möglichen Palmichnus-Erzeuger geringere laterale Körperundulationen vorausgesetzt als bei den beiden anderen.

B) Beziehungen:

1. Palmichnus renisus:

Gattung und Art wurden von SCHMIDT 1959 (S. 48) an Material aus dem Cornberger Sandstein aufgestellt; und die Art P. renisus blieb bisher auch auf den Cornberger Sandstein beschränkt. Aus der Gesamtheit des neu entdeckten Materials des rheinhessischen Rotliegenden läßt sich eine Morphologie von Fuß- und Handeindruck rekonstruieren, die generelle Übereinstimmungen mit dem Material des Cornberger Sandsteines zeigt (Abb. 163). Insbesondere beruht jedoch die Artzuweisung auf der sich abzeichnenden Trennung zwischen den Zehen I-IV einerseits und V andererseits sowie den zugehörigen Sohlenbereichen. Einschränkend muß allerdings vermerkt werden, daß diese Trennung nur schwach angedeutet, also in keinem Falle so deutlich ausgeprägt ist wie etwa bei dem Holotypus MbR 1. Doch ist dies letzten Endes eine Frage der lithologischen und physikalischen Art und Beschaffenheit des überliefernden Mediums.

Abb. 163:

Palmichnus renisus,

A) nach SCHMIDT 1959

(Abb. 31d), nat. Größe;

B) Rekonstruktion eines Fußeindrucks nach rheinhessischem Material, ca. $\times 1,25$;

C) Rekonstruktion eines Handeindrucks nach rheinhessischem Material, ca. $\times 1,3$

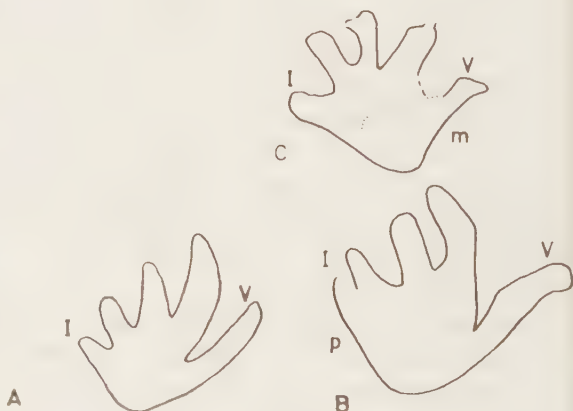
HAUBOLD (1971, S. 31)

beschreibt eine neue

Art P. tambachensis aus dem Tambacher Sandstein, deren generische Beziehungen zu Palmichnus

mir fragwürdig erscheinen. HAUBOLD (1973, S.

14) fügt einschränkend hinzu: "Zu Unterschieden beider Arten kann



bei den lithofaziell sehr abweichenden Bedingungen zwischen Tambacher und Cornberger Sandstein wenig gesagt werden. Sicher sind Abweichungen in den Zehenproportionen. Die Trennung der Zehengruppe I bis IV von V findet sich in der von SCHMIDT beschriebenen Weise". Eventuell sollte in diesem Zusammenhang überprüft werden, ob Beziehungen zu Phalangichnus bestehen können.

2, Phalangichnus cf. simulans:

Die Gattung Phalangichnus wurde ebenfalls von SCHMIDT 1959 (S. 40) an Material aus dem Cornberger Sandstein aufgestellt, wobei SCHMIDT die Arten Phalangichnus alternans und Ph. simulans unterschied. Generotypus ist Phalangichnus alternans, dessen Holotypus RoR 1+2 sich durch eine deutlich alternierende Fährtenanordnung von dem Holotypus MiC 6 von Ph. simulans mit seiner völlig andersartigen Fährtenanordnung unterscheidet. In diesem Zusammenhang fügt SCHMIDT (1959, S. 45) erläuternd hinzu: Die andere Gangart allein würde eine Abtrennung von Ph. alternans nicht unbedingt erfordern. Es kommt hinzu, daß die Spitzen der Finger 2, 3, 4 dort (Ph. alternans) in einem Bogen, hier (Ph. simulans) in einer Reihe angeordnet sind. Nach diesem Kriterium können bei dem neu entdeckten Phalangichnus-Material aus dem Rotliegenden Rheinhessens eher Beziehungen zu Ph. simulans als zu Ph. alternans vermutet werden. Hinzu kommt, daß SCHMIDT bei der Beschreibung von Ph. simulans erwähnt: "Am Holotyp konvergieren die Spitzen der 3. und 4. Zehe ein wenig" (bezogen auf den Fußabdruck). Dies ist auch bei dem Material der Abbildung 141 B zu beobachten. Die Rekonstruktion eines Fußabdruckes anhand des vorhandenen rheinhessischen Materials erbringt eine recht gute Übereinstimmung mit der von SCHMIDT dargestellten Fußmorphologie (Abb. 164).

Abb. 164:

- A) Phalangichnus cf. simulans, Rekonstruktion eines Fußabdruckes nach rheinhessischem Material, ca. x 1,3;
B) Ph. simulans, Fußabdruck, nach SCHMIDT 1959 (Abb. 31f) in nat.Größe;
C) Ph. alternans, Fußabdruck, nach SCHMIDT 1959 (Abb. 31 g) in nat.Größe.



HAUBOLD (1973, S. 15) erwähnt einen möglichen Phalangichnus-Eindruck von Nierstein. Dieser Eindruck wurde von SCHMIDTGEN 1927 (S. 103, Abb. 1) als Klumpfzefährte (Ichnium pachydactylum friedrichrodanum aff.) abgebildet, das Original ist noch heute im Naturhistorischen Museum Mainz vorhanden. Von einer Bestimmung dieses Eindruckes als Phalangichnus sp. ist abzuraten, da die Erhaltung sehr ungenügend ist und keine artspezifischen Besonderheiten zeigt.

4.10. Dromopus lacertoides/Anhomoiichnium sp.

A) Artabgrenzung:

Dromopus lacertoides und Anhomoiichnium sp. sind charakteristische, lacertoide Fährtenarten, die kaum mit anderen Fährten verwechselt werden können. Bei oberflächlicher Betrachtung kann zwar eine gewisse Ähnlichkeit zwischen Anhomoiichnium- und Phalangichnus-Fährten bestehen, doch zeigen die Fußeindrücke der letztgenannten eine gleichmäßigere Staffelung und Gruppierung der Zehen I-IV.

Schwieriger kann die Unterscheidung zwischen Dromopus lacertoides und Anhomoiichnium sp. sein. Für eine einigermaßen sichere Abgrenzung dieser beiden Fährtenarten werden zumindest Einzelfährten, also zusammengehörige Hand- und Fußeindrücke einer Seite benötigt. Das sicherste Unterscheidungskriterium ist nämlich in der relativen Ausrichtung der Fuß- zu den Handeindrücken zu sehen. Bei Dromopus lacertoides sind die Fußeindrücke relativ zu den Handeindrücken in der Regel nur schwach nach außen orientiert, d.h. die Fußeindrücke können schwach nach außen geneigt sein, während die Handeindrücke leicht nach innen, gerade nach vorne oder sehr schwach nach außen gerichtet sein können. Bei Anhomoiichnium sp. dagegen kann der gesamte Fuß sehr stark nach außen gedreht sein, wobei die Zehen I und V nahezu eine Linie bilden, die senkrecht zur Handachse steht. Diese starke Auswärtsdrehung des Fußes wird insofern dadurch kompensiert, daß die Zehen II, III und IV entweder ganz oder mit ihren distalen Abschnitten parallel zur Handachse und damit mehr oder weniger parallel zur Fortbewegungsrichtung orientiert sind. Insgesamt gesehen ergibt diese Anordnung ein sehr charakteristisches, stark von D. lacertoides abweichendes Bild (vgl. Abb. 143 A). Bei isoliert vorliegenden Eindrücken ist eine Entscheidung nach Dromopus oder Anhomoiichnium schwierig, da die Handeindrücke von Anhomoiichnium sehr Dromopus-ähnlich sein können. Ebenfalls schwierig wird

die Entscheidung, wenn die Fährten in einer "zweizehigen" Erhaltung vorliegen, wie sie etwa für den lithofaziellen Komplex des Rötelschiefers typisch ist. In diesem Zusammenhang scheint sich allerdings abzuzeichnen, daß bei Dromopus-Fußeindrücken eher der IV! Fußzeh einigermaßen komplett überliefert wird, bei den Anhomoiichnium-Fußeindrücken dagegen eher der V. Fußzeh (vgl. Abb. 143 B), während der IV. Zeh allenfalls mit seiner Basis eingedrückt ist.

B) Beziehungen:

1. Dromopus lacertoides

Nach HAUBOLD (1973, S. 16) und HAUBOLD & KATZUNG (1975) kommt Dromopus lacertoides im Stefan und Autun vor. Als Verbreitungsgebiete werden genannt: Thüringer Wald, östliches Harzvorland, Nahegebiet, Podkrkonose Piedmont Becken (CSSR), Innersudetische Mulde (Polen), Boskowitz Furche (CSSR), die englischen Midlands, Dolomiten und Lombardische Alpen. Ferner wird Dromopus sp. (cf. D. lacertoides) aus dem Becken von Lodève gemeldet.

Die ersten Dromopus lacertoides-Funde des Nahegebietes wurden von REINECK (1955) bekannt gegeben. Inzwischen hat die räumliche und zeitliche Verbreitung dieser Fährte dermaßen zugenommen, daß man sie eine der häufigsten Fährten des südwestdeutschen Rotliegenden nennen kann. In diesem Zusammenhang muß jedoch vermerkt werden, daß die räumliche und zeitliche Verbreitung keineswegs kontinuierlich zu nennen ist. Es gibt Lokalitäten und Fundschichten mit gehäuftem und oft auch ausschließlichem Auftreten von Dromopus lacertoides, während anderenorts und in stratigraphisch unterschiedlichen Fundschichten Dromopus lacertoides-Fährten gänzlich fehlen können oder äußerst sporadisch vorhanden sind. Dies legt den Verdacht einer ausgesprochen faziellen Bindung dieser Fährtenart nahe, worauf noch näher einzugehen sein wird.

Morphologische Differenzen zwischen Dromopus lacertoides-Fährten des südwestdeutschen Rotliegenden und denen der übrigen bisher bekannten Verbreitungsgebiete Europas sind lediglich als Überlieferungsvarianten zu deuten. Selbst der Generotypus Dromopus agilis MARSH 1894 aus den Coal Measures von Kansas (USA) zeigt - nach den Abbildungen bei MARSH (1894, Taf. 2 (3), 3 (3)) zu urteilen - nur überlieferungsbedingte Unterschiede gegenüber D. lacertoides (GEINITZ 1861). Gleiches gilt wohl auch für Dromopus (Varanopus)

palmatum (MOODIE 1929) aus den "Red Beds of Texas". In diesem Sinne legt auch HAUBOLD (1973, S. 16) eindeutig klar: "Definitiv kann kein sinnvoller Unterschied innerhalb der Gattung Dromopus festgelegt werden, so daß Arten nur regional auszuhalten sind. D. lacertoides bezeichnet Vorkommen aus dem Stefan und Autun Europas". Zweckmäßiger wäre es eventuell gewesen, die Monotypie dieser Gattung anzuerkennen, was allerdings nur bei umfangreicher Kenntnis des gesamten Materials und dessen Variationsbreite möglich ist.

Gleichfalls halte ich eine generische Abspaltung zweizehig überlieferter Formen als Moodieichnus (Varanopus) didactylus (MOODIE 1930), wie sie von SARJEANT (1972) vorgenommen wurde, nicht für gerechtfertigt. M.E. zeigt der Holotypus dieser Art (vgl. MOODIE 1930, S. 560, Fig. 12) aus den "Red Beds of Texas" eine für bestimmte lithofazielle Abschnitte - vergleichbar etwa dem Rötelschiefer SW-Deutschlands - typische D. lacertoides-Variante.



Abb. 165: A) Dromopus lacertoides, nach saar-pfälzischem Material (COB), umgezeichnet, beim Fußbeindruck wurde die hier nicht eingedrückte Fußsohle analog anderen Materials gepunktet angedeutet, ca. x 1,3; B) Dromopus agilis nach MARSH 1894 (Taf. 3 (3)), nat. Größe.

2. Anhomoiichnium sp.:

Generotypus ist Anhomoiichnium orobicum DOZY 1935 aus dem unteren Perm der Bergamasker Alpen. HAUBOLD (1973, S. 28) vermutet, daß Anhomoiichnium orobicum zu Dromopus gehört. Nach der Fährten-skizze bei DOZY (1935, S. 47, Abb. 1) ist dies jedoch entschieden abzulehnen. Berücksichtigt man die offensichtlich schlechte Erhaltung des Holotypus, und daß Fußzeh V fehlt, so ergibt sich dennoch eine gewisse Ähnlichkeit mit der Einzelfährte der Abbildung 143 A. D.h. der Fuß scheint in ebenso auffälliger Weise nach außen gedreht zu sein, während die Hand gerade nach vorne orientiert ist. DOZY (1935, S. 50) stellt fest: Zum Vergleichen kommen nur Ichnium gampsodactylum PABST und I. dolichodactylum PABST in Betracht (= beides Synonyme für Dromopus lacertoides). Der Vorderfuß ist noch am meisten dem Hinterfuß I. gampsodactylum ähnlich. Die Maßverhältnisse keiner dieser Spuren stimmen mit der Bergamasker Fährte überein. Keine zeigt auch den typischen Gegensatz zwischen Vorder- und Hinterfuß-einzelfährte. Auch die später beschriebenen Spuren von Mainz, Nierstein am Rhein ... kommen zum Vergleich nicht in Betracht. Mit diesem Hinweis bezieht sich DOZY sicherlich auf eine Fährte, die von SCHMIDTGEN 1927 (S. 102, 103; Abb. 2) als Ichnium gampsodactylum staigeri n.f. vorgestellt wurde. Trotz DOZYs Bedenken stellt HAUBOLD (1973, S. 28) diese Fährte als ?Anhomoiichnium staigeri provisorisch zur Gattung Anhomoiichnium und konstatiert, daß gewisse Ähnlichkeiten zu Dromopus lacertoides, keinesfalls aber generische oder spezifische Übereinstimmungen bestehen. Leider scheint das Original nicht mehr zu existieren, doch nach den Abbildungen bei SCHMIDTGEN (1927, Abb. 2) lehne ich wie DOZY jegliche generische Beziehungen zu Anhomoiichnium ab und halte eine Zuordnung zu Dromopus lacertoides für sehr viel wahrscheinlicher (vgl. dazu auch BOY 1976, S. 66, 67).

Als weitere provisorische Zuordnung zur Gattung Anhomoiichnium nennt HAUBOLD (1973, S. 28) ?Anhomoiichnium diversum. Der Holotypus dieser Art (KaC1) wurde von SCHMIDT 1959 (S. 45) als Akropus diversus an Material aus dem Cornberger Sandstein festgelegt und zeigt in seinen allgemeinen Charakteristika sowohl Beziehungen zu Anhomoiichnium aus den Bergamasker Alpen als auch zu rheinhessischem Material (vgl. Abb. 166).

Abb. 166:

A) Anhomoiichnium

orobicum, grobe

Skizze nach DOZY

(1935, Abb. 1,

Einzelfährte 6),

ca. x 2,1;

B) Anhomoiichnium

sp., nach rheinhess-

ischem Material,

umgezeichnet, ca.

x 1,3;

C) Anhomoiichnium

(Akropus) diversum

nach SCHMIDT 1959

(Abb. 31 e), auf

1/2 nat. Größe ge-

bracht, Fußabdruck.



Aus der Abbildung 166 werden Unterschiede in den Größenordnungen zwischen Anhomoiichnium orobicum aus den Bergamasker Alpen und Anhomoiichnium sp. Rheinhessens einerseits sowie Anhomoiichnium (Akropus) diversum aus dem Cornberger Sandstein andererseits deutlich, außerdem sind die Zehenanordnungen graduell etwas verschieden. Dazu kann gesagt werden, daß im Verlaufe der Bergamasker Fährte die Zehenanordnung durchaus relativ variabel zu sein scheint (vgl. etwa die Einzelfährte 2 bei DOZY 1935, Abb. 1), und es ist rheinhessisches Material vorhanden, das sowohl in seiner Größenordnung als auch seiner Zehenanordnung durchaus dem Cornberger A. diversum entspricht. Die Unterschiede können also in dem Variationsbereich dieser Gattung liegen.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Nach Kenntnis des rheinhessischen Materials halte ich die generischen Beziehungen der Cornberger Fährten zu Anhomoiichnium für sehr wahrscheinlich. Spezifische Unterschiede sind in erster Linie in den erheblichen Größenunterschieden zu sehen, wobei allerdings berücksichtigt werden muß, daß das Material aus den Bergamasker Alpen nur die eine Fährte umfaßt, also keine größere Variationsbreite studiert werden kann. Das rheinhessische Material dagegen läßt größenordnungsmäßig als auch morphologisch Beziehungen zu Anhomoiichnium orobicum wie auch zu A. diversum erkennen. Eine direkte Festlegung der Art muß deshalb von der Bergung weiteren Materials, vor allem kompletter Fährten abhängig gemacht werden.

Anmerkung: Hinsichtlich A. diversum empfiehlt HAUBOLD (1973, S.29): "Außer der fraglichen Zuordnung dieser Cornberger Fährten zu

Anhomoiichnium sollte die Abgrenzung zu Paradoxichnium überprüft werden". Nach eigener Kenntnis des Holotypus von Anhomoiichnium (Akropus) diversum halte ich irgendwelche Beziehungen zwischen diesen beiden Fährten für sehr unwahrscheinlich.

Cf. Laoporus ambiguus/cf. Chelichnus sp.:

Wegen der aus dem geringen Materialumfang resultierenden Unsicherheit der Bestimmung können auch keine Kriterien für eine Artabgrenzung genannt werden. Sollten spätere Nachforschungen zu einem sicheren Nachweis dieser Fährten führen, so wären neben Palmichnus, Phalangichnus und Anhomoiichnium weitere, wichtige Faunenelemente des Cornberger Sandsteines im rheinhessischen Rotliegenden nachgewiesen, was unmittelbar zu paläogeographischen wie stratigraphischen Konsequenzen hinsichtlich der Korrelation dieser Ablagerungen des kontinentalen Perms führen müßte.

5. Osteologisch systematische Schlußfolgerungen

5.1. Systematik nach HAUBOLD & KATZUNG 1975:

Die im systematischen Teil abgehandelten Fährtentaxa ordnen HAUBOLD & KATZUNG (1975, S. 90-92) folgenden osteologischen Taxa zu:

Amphibia

Subclassis Labyrinthodontia
Ordo Temnospondylia
Superfam. Eryopoidea, Edopoidea oder
Dissorophoidea

Anthichnium (Saurichnites) salamandroides (GEINITZ 1861)

Limnopus MARSH 1894

Reptilia

Subclassis Cotylosauria (Cotylosauro-
morpha)
Ordo Captorhinomorpha oder
Diadectosauria

Amphisauropus latus HAUBOLD 1970

Amphisauropus imminutus HAUBOLD 1970

Amphisauroides HAUBOLD 1970

Hyloidichnus arnhardti HAUBOLD 1973

Jacobiichnus (Saurichnites) caudifer (FRITSCH 1895)

Ordo Procolophonomorpha

Palmichnus renisus SCHMIDT 1959

Phalangichnus alternans SCHMIDT 1959

Phalangichnus simulans SCHMIDT 1959

Varanopus (Ichnium) microdactylus (PABST, 1896)

Subclassis Araeoscelomorpha
Ordo Araeoscelidia

Dromopus (Saurichnites) lacertoides (GEINITZ 1861)

Subclassis Synapsida
Ordo Pelycosauria
Subordo Ophiacodontia und
Sphenacodontia

Dimetropus (Saurichnites) leisnerianus (GEINITZ 1863)
Gilmoreichnus (Ichnius brachydactylum kabarzense) brachydactylus
Gilmoreichnus minus HAUBOLD 1973 (PABST 1900)

Subordo E d a p h o s a u r i a
 Fam. E d a p h o s a u r i d a e u n d C a s e i d a e

Ichniotherium (Saurichnites) cottae (POHLIG 1885)

Chelichnus JARDINE, 1850

Laoporus LULL 1918

Subclassis L e p i d o s a u r i a
 Ordo c f . E o s u c h i a o d e r c f . P r o t o r o s a u r i a

?Anhomoiichnius (Akropus) diversum (SCHMIDT 1959)

Tetrapoda indet.

Foliipes

5.2. Alternative Systematik:

Als eine Konsequenz aus der taxonomischen Bearbeitung der Fährten, und der unter den Überschriften "Anknüpfungspunkte an das osteologische System" zusammengetragenen Argumente für oder wider bestimmte Tetrapodengruppen als Fährtenherzeuger, ist die nachfolgend aufgeführte Systematik der saar-pfalzischen und rheinhessischen Tetrapodenfährten zu betrachten. Sie weicht in entscheidenden Punkten von dem System bei HAUBOLD & KATZUNG ab. Einschränkend muß jedoch vermerkt werden, daß viele ihrer Grundlagen spekulativer Natur sind, und sie deshalb eine reine Hypothese darstellt.

Amphibia

Unterklasse L a b y r i n t h o d o n t i a
 Ordnung T e m n o s p o n d y l i
 Unterordnung R h a c h i t o m i

Anthichnius salamandroides

Limnopus sp.

Ordnung B a t r a c h o s a u r i a
 Unterordnung S e y m o u r i a m o r p h a

Amphisauropus latus

Amphisauropus imminutus

Reptilia

Unterklasse A n a p s i d a
Ordnung C o t y l o s a u r i a
Unterordnung C a p t o r h i n o m o r p h a

H y l o i d i c h n u s a r n h a r d t i
? J a c o b i i c h n u s c a u d i f e r
P a l m i c h n u s r e n i s u s
P h a l a n g i c h n u s cf. s i m u l a n s
V a r a n o p u s m i c r o d a c t y l u s
D r o m o p u s l a c e r t o i d e s
A n h o m o i i c h n i u m sp.

Unterordnung ? P r o c o l o p h o n i a (möglicherweise bisher unbekannte, sehr frühe, kleine procolophonide Vorläufer)

F o l i i p e s a b s c i s u s
A m p h i s a u r o i d e s sp.
? cf. C h e l i c h n u s sp.
? cf. L a o p o r u s a m b i g u u s

Unterklasse S y n a p s i d a
Ordnung P e l y c o s a u r i a
Unterordnung S p h e n a c o d o n t i a

D i m e t r o p u s l e i s n e r i a n u s
G i l m o r e i c h n u s b r a c h y d a c t y l u s
G i l m o r e i c h n u s m i n i m u s

Unterordnung E d a p h o s a u r i a

I c h n i o t h e r i u m c o t t a e

Die größten Abweichungen gegenüber dem System bei HAUBOLD & KATZUNG sind darin zu sehen, daß die Fahrtengattung Amphisauropus mit den Seymouriamorpha in Beziehung gesetzt werden, und daß neben Hyloidichnus und möglicherweise Jacobiichnus, außerdem noch Palmichnus, Phalangichnus, Varanopus, Dromopus und Anhomoiichnium zu den Captorhinomorpha gestellt werden. Mit Ausnahme von Jacobiichnus handelt es sich bei den möglichen Erzeugern der letztgenannten Fährten nach Morphologie der Hand- und Fußbeindrücke und nach dem Gesamthabitus der hypothetischen Rekonstruktionen um Faunenelemente mit mehr oder weniger ausgeprägtem lacertoidem Charakter. Dieser lacertoides Habitus spricht keinesfalls gegen die Captorhinomorphen als

Fährtenenerzeuger, da schon im Karbon auftretende Vertreter dieser Gruppe, die Romeriiden, einen "eidechsenhaften" Körperbau aufweisen (CARROLL & BAIRD 1972). Andererseits reichen m.E. die Beweise nicht aus, um Formen wie Dromopus und Anhomoiichnium den sich möglicherweise früh von den Romeriiden abspaltenden Aræosceliden oder sogar den Lepidosauria zuzuweisen, wie dies bei HAUBOLD & KATZUNG vorgenommen ist. Weiterhin können nach meinem Dafürhalten Fährten wie Foliipes oder auch Amphisauroides von bisher unbekannten unterpermischen, procolophoniden Vorläufern stammen, die nach ihren Proportionen etwa den obertriassischen Formen Leptopleuron oder Hypsognathus ähnlich sein könnten. Fraglich ist jedoch, ob Chelichnus- und Laoporus-Fährten hier ebenfalls eingefügt werden können.

Die Zuordnung zu den Pelycosauria bleibt gegenüber HAUBOLD & KATZUNG mit der Einschränkung weitgehend unverändert, daß ich sowohl Gilmoreichnus- als auch Dimetropus-Fährten als von Sphenacodontia stammend betrachte. Gegen die mögliche Beziehung zwischen Ichniotherium-Fährten und den Edaphosauriern, speziell den Caseiden, bestehen keine Bedenken.

Zum Schluß soll noch einmal betont sein, daß dieses System mehr oder weniger hypothetischer Natur ist und wohl auch bleiben muß, da gegen viele Zuordnungen nicht zuletzt auch stratigraphische Einwände vorgebracht werden können. Andererseits muß aber auch in Erwägung gezogen werden, daß die osteologische Dokumentation der unterpermischen Tetrapodenfauna, insbesondere der rein terrestrisch lebenden sicher nicht komplett ist.

5.3. Vergleichende Betrachtung der möglichen Fährtenenerzeuger nach ihren Größenverhältnissen (Abb. 167):

In dem Schema der Abbildung 167 sind auf Gattungsniveau die hypothetischen Femurlängen gegen die scheinbaren Rumpflängen abgetragen. Es umfaßt Fährten-gattungen, die den Temnospondylia (Anthichnium, Limnopus), Batrachosauria (Amphisauropus), Cotylosauria (Jacobiichnus, Hyloidichnus, Foliipes) und Pelycosauria (Gilmoreichnus) zuzuordnen sind. Leider konnten diejenigen Fährten-gattungen nicht berücksichtigt werden, die nur durch isolierte Eindrücke bzw. Einzelfährten repräsentiert sind. Vor allem die Fährten großer Pelycosauria wie etwa Dimetropus und Ichniotherium würden zu einer erheblichen Verschiebung des Gesamtbildes beitragen. Nach einer groben Schätzung mit Hilfe einer einseitigen Fährtenfolge dürfte Dimetropus beispielsweise eine Rumpflänge von mehr als 380 mm erreichen, aber auch der Dimensionsbereich der Gattung Amphisauropus müßte nach bekannten isolierten Eindrücken eine erhebliche Erweiterung nach oben erfahren. Dennoch hat das dargestellte System seine Berechtigung, da die Mehrheit der vorhandenen Fährten innerhalb des umrissenen Größenordnungsbereiches liegen, und bietet interessante Vergleichsmöglichkeiten.

Unmittelbar auffallend ist die absolute Größensteigerung von Jacobiichnus über Anthichnium, Hyloidichnus, Limnopus, Gilmoreichnus, Foliipes und Amphisauropus bis hin zu Dromopus. Bemerkenswert ist ferner, daß sich sehr große Unterschiede in den scheinbaren Rumpflängen nicht in ähnlich großen Unterschieden der Femurlängen äußern. So bedeutet beispielsweise ein Größenunterschied in den scheinbaren Rumpflängen von nahezu 70 zwischen Dromopus und Amphisauropus oder Gilmoreichnus letzten Endes nur einen Unterschied von etwa 13 oder 14 mm in den Femurlängen. Dies entspricht ungefähr $1/5$ der scheinbaren Rumpflängen-Differenz. Ob dies notwendigerweise bedeutet, daß pro 5 mm Längenwachstum der präsakralen Wirbelsäule das Femur um 1 mm an Länge zunimmt, mag dahin gestellt bleiben und kann in diesem Rahmen auch nicht geklärt werden.

Interessant ist ferner die enorme Variationsbreite der scheinbaren Rumpf- und der hypothetischen Femurlängen bei Dromopus. Da innerhalb dieser Gattung hier keine spezifischen Unterschiede gemacht,

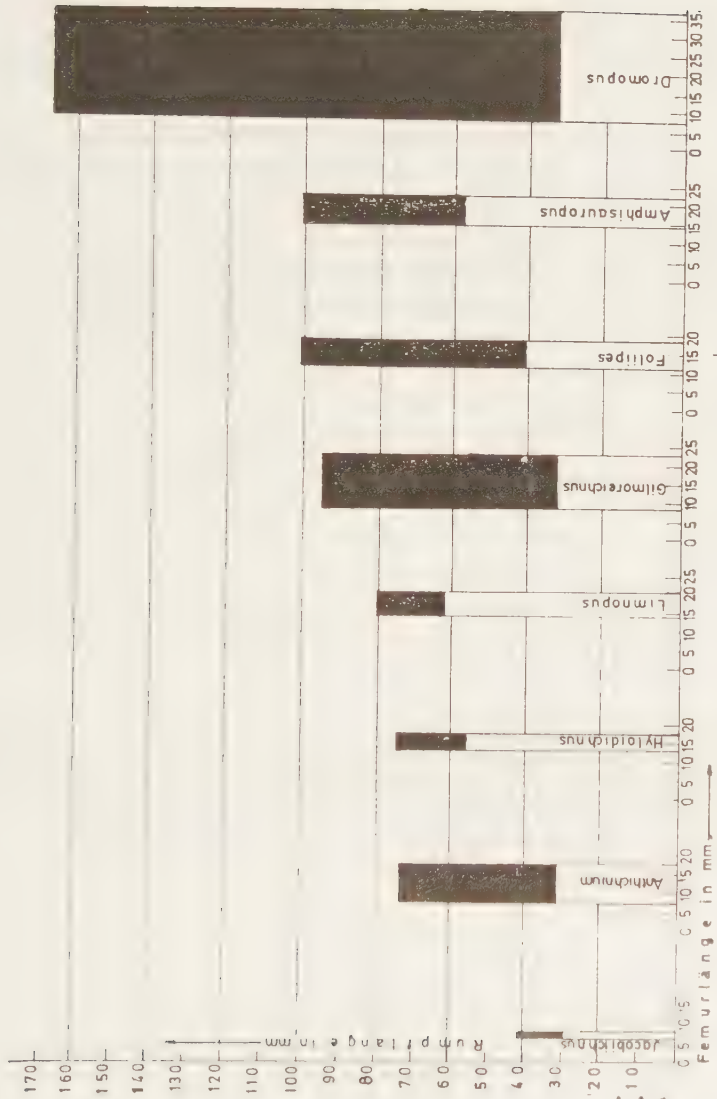


Abb. 167:
Hypothetische Femurlängen der möglichen Vätertennerzeuger, abgetragen gegen die scheinbaren Rumpflängen.

sondern sie als monotypisch betrachtet wurde, liegt die Vermutung nahe, daß juvenile und adulte Formen zusammen erfaßt werden konnten.

Abschließend kann gesagt werden: Die Mehrzahl der hier behandelten Fährten wurden von Tieren erzeugt, deren scheinbare Rumpflängen entweder deutlich unter 100 mm oder bei 100 mm liegen. Nach den Fußlängen zu urteilen, gehören auch die in dem Schema der Abbildung 167 nicht aufgeführten Anhomoiichnium-, Phalangichnus-, Palmichnus-, cf. Chelichnus- und Laoporus-Fährtenenerzeuger in diesen Größenordnungsbereich. Die hypothetischen Femurlängen liegen unter 25 mm. Als einzig sicher nachweisbare Ausnahme kann der Erzeuger von Dromopus-Fährten gelten, der scheinbare Rumpflängen von annähernd 170 mm und hypothetische Femurlängen von mehr als 35 mm erreichen kann. Es kann jedoch vermutet werden, daß die Dimetropus und Ichniotherium-Fährtenenerzeuger mehr als doppelt so große Rumpflängenwerte erreichen können, wobei die Femurlängen bei schätzungsweise etwas mehr als 50 mm liegen würden. Nach isolierten Eindrücken sind auch bei Amphisauropus-Erzeugern höhere Werte zu erwarten, es können jedoch keine Schätzungen genannt werden.

Anmerkung: Was Jacobiichnus anbelangt, so wurde die Interpretationsmöglichkeit 1 angewendet. Bei der Interpretationsmöglichkeit 2 müßten in dem Schema der Abbildung 167 die Werte für die scheinbaren Rumpflängen in etwa verdoppelt werden, die hypothetischen Femurlängen würden allerdings gleich bleiben (vgl. hierzu die Abbildungen 126 A und 131 A).

5.4. Vergleichende Betrachtung der möglichen Fährtenerzeuger nach ihrer relativen Aktivität (Abb. 168):

In dem Schema der Abbildung 168 sind Extremitätenproportionen (P) gegen den coupling value (cv) abgetragen. (P bedeutet hier den Mittelwert aus: Unterschenkel/Oberschenkel + Unterarm/Oberarm.) Neben den aus den fossilen Fährten errechneten hypothetischen Daten - und den Skelettdaten von Aræoscelis (Ar) entsprechend VAUGHN (1955) - sind in diesem System auch die Meßdaten der rezenten Urodelen und Lacertilier enthalten. Dabei ergibt sich wiederum innerhalb der Gattung

Triturus eine deutliche "Aktivitätsreihe" (in der Abb. 168 durch die durchgezogene Linie gekennzeichnet), die von T. cristatus (Tc) als relativ inaktivstem Molch über T. alpestris (Ta) und T. vulgaris (Tv) bis hin zu T. helveticus (Th) als relativ aktivstem Molch reicht. Demnach scheint die Aktivität im Sinne von Beweglichkeit etc. in gewissem Maße mit kleiner werdendem cv und größer werdendem P zuzunehmen,

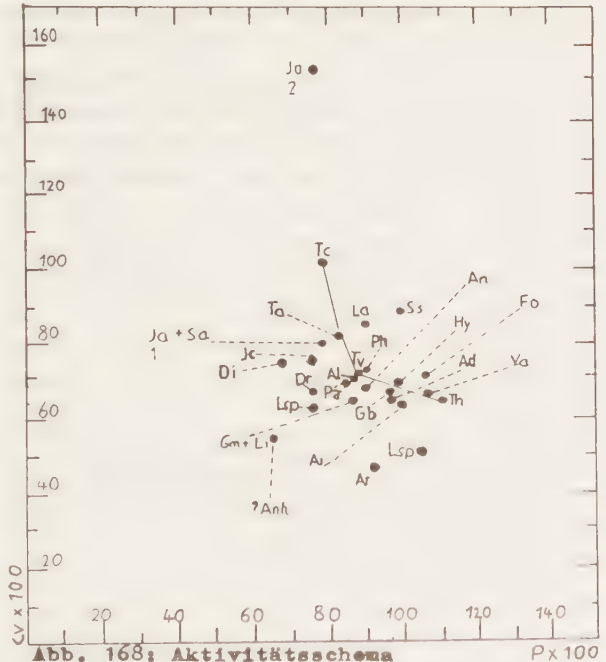


Abb. 168: Aktivitätsschema

Px 100

d.h. von oben nach unten und von links nach rechts. Bei den Salamandern dürften die günstigeren Extremitätenproportionen von Salamandra salamandra (Ss) sicher einen gewissen Vorteil gegenüber Salamandra atra (Sa) bedeuten, obwohl dieser einen etwas geringeren coupling value besitzt. Die beiden Mauereidechsen (Lsp) zeigen ein ähnliches Aktivitätsgefälle, wie es etwa zwischen T. vulgaris und T. helveticus herrscht, während die Zauneidechse (La) mit ihren großen coupling value sicher weniger aktiv ist. Bei den fossilen

Fährtenerzeugern ergibt sich hypothetisch folgendes Bild: Bei den Temnospondylen zeigen sich zwischen Anthichnium (An) und Limnopus (Li) gewisse Unterschiede, beide dürften jedoch relativ aktiver sein als der Batrachosaurier Amphisauropus latus (Al), aber sehr viel weniger aktiv als der kleinere Batrachosaurier Amphisauropus imminutus (Ai). Innerhalb der Cotylosauria scheint ein Aktivitätsanstieg von Jacobiichnus caudifer (Ja 1 oder 2) als deutlich inaktivstem Fährtenerzeuger über Phalangichnus alternans / Palmichnus renisus (Ph; Pa = nach Daten des Cornberger Materials), Hyloidichnus arnhardti (Hy) / Amphisauroides discessus (Ad = nach Daten des Typus) und Foliipes abscisus (Fo) bis hin zu Varanopus microdactylus (Va) als offensichtlich aktivstem Fährtenerzeuger vorzuliegen. Wie die Erzeuger von Dromopus lacertoides (Dr) und Anhomoiichnium diversum (Anh = nach Daten des Typus) einzustufen sind, ist fraglich. Jedoch sprechen ihre ungünstigeren Extremitätenproportionen (trotz zum Teil erheblich kleinerem coupling value) nicht dafür, daß sie "aktiver" sind als die Erzeuger der oben genannten Fährten mit Ausnahme von Jacobiichnus caudifer. Auf jeden Fall wäre ein Tier mit den Proportionen von Araeoscelis (Ar) in diesem System als aktiver zu betrachten als der mögliche Dromopus-Erzeuger. So scheint es mir unwahrscheinlich, Dromopus-Fährten auf Araeosceliden zurückzuführen, wie dies in der Vergangenheit immer wieder geschah.

Innerhalb der Pelycosaurier müssen die Erzeuger von Dimetropus leisnerianus- und Ichniotherium cottae-Fährten (Di; Ic = nach Daten des Thüringer Materials) gegenüber Gilmoreichnus minimus (Gm) und Gilmoreichnus brachydactylus (Gb) als relativ inaktive bzw. plumpe Tiere betrachtet werden.

Abschließend ist zu sagen: Das System der Abbildung 168 beruht zum Teil auf hypothetischen Daten und seine Interpretation ist sehr schwierig. Im Prinzip dürfte es sich bei allen Fährtenerzeugern um relativ aktive und terrestrisch gut adaptierte Formen gehandelt haben. Dennoch zeigt sich in der auffälligen Trennung und Anordnung der Projektionspunkte eine graduelle Abstufung der relativen Aktivität im Sinne von Behendigkeit, Wendigkeit etc. So ist nach diesem Gesichtspunkt Varanopus microdactylus unter den Cotylosauriern sicher die aktivste und Jacobiichnus caudifer die inaktivste Form. Ebenso sind bei den Pelycosauriern die großen und

schweren Erzeuger der Dimetropus- und Ichniotherium-Fährten weniger beweglich als die kleineren Gilmoreichnus-Erzeuger. Ähnliches gilt für die unterschiedlich großen Batrachosaurier Amphisauropus lotus und imminutus, während die beiden temnospondylen Erzeuger von Anthichnium- und Limnopus-Fährten in etwa eine Mittelstellung innerhalb der fossilen Amphibien einnehmen. Schwierigkeiten bereitet die Einstufung der ausgesprochen "lacertoiden" Formen Dromopus und Anhomoiichnium. Sicher ist jedoch, daß Araeoscelida, Eosuchia oder Protorosauria, mit denen diese beiden Fährten früher in Verbindung gebracht wurden, wesentlich höhere P-Werte zeigen müßten als die möglichen Erzeuger von Dromopus- und Anhomoiichnium-Fährten. Sollte das System der Abbildung 168 nicht grundsätzlich falsch sein, so können Dromopus- und Anhomoiichnium-Fährten nicht diesen Reptiliengruppen zugeordnet werden. Und unter den Captorhinomorpha nehmen sie nach ihrer Aktivität im Sinne großer Behendigkeit etc. sicher keine herausragende Stellung ein.

Anmerkung: Bei Jacobiichnus caudifer wurden beide Interpretationsmöglichkeiten berücksichtigt (Ja 1; Ja 2). Nach beiden Interpretationsmöglichkeiten (vgl. Abb. 126 A, 131 A) ist der mögliche Fährtenerzeuger als relativ inaktivste Form unter den Cotylosauria zu betrachten.

Im Anhang zu Kapitel 5.4. folgt eine Zusammenstellung der Verhältnisse Tibia/Femur, Radius/Humerus und den daraus resultierenden Mittelwerten (P). Die notwendigen Daten wurden entweder Tabellen, Abbildungen oder Tafeln der aufgeführten Autoren entnommen. Speziell bei Tafelabbildungen ist es oft nicht möglich, die epipodialen Extremitätenelemente eindeutig zu unterscheiden, so daß in solchen Fällen die gebildeten Verhältnisse als Verhältnis Unter-/Oberschenkel bzw. Unter-/Oberarm bezeichnet werden müssen, was besonders für die Discosaurisciden gilt. Dies beinhaltet zwar eine gewisse Ungenauigkeit, die allgemeinen Tendenzen bleiben jedoch durchaus gewahrt, und die Vergleichsmöglichkeiten mit den aus fossilen Fährten errechneten Verhältnissen werden nicht weiter erschwert, da aus fossilen Fährten ohnehin nur Aussagen über die hypothetischen Verhältnisse von Unter-/Oberschenkel bzw. Unter-/Oberarm getroffen werden können.

5.4.1. Anhang zu Kapitel 5.4.

Verhältnisse von Tibia/Femur (bzw. Unter-/Oberschenkel) und Radius/Humerus (bzw. Unter-/Oberarm) und daraus resultierender Mittelwert P:

	<u>Tib./Fem.</u>	<u>Rad/Hum.</u>	<u>P</u>	<u>Literaturangaben</u>
<u>Temnospondylia</u>				
Micromelerpeton	0,55	0,56	0,555	BOY 1972 und mündl. Mitt.
	--	0,48	--	
	--	0,43	--	
	--	0,52	--	
	--	0,48	--	
	0,46	--	--	
	0,50	--	--	
	0,57	--	--	
	0,54	--	--	
Branchiosaurus	0,52	--	--	
	0,41	--	--	
	0,48	--	--	
	0,57	--	--	
	0,50	0,57	0,535	
	0,71	0,50	0,605	
	--	0,49	--	
	0,56	0,54	0,500	
	--	0,48	--	
	--	0,45	--	
	0,53	0,54	0,535	
	--	0,53	--	
Sclerocephalus	0,63	0,75	0,690	
	0,68	0,69	0,685	
	0,70	0,85	0,775	
Sc.-Larven	0,86	--	--	
	0,66	--	--	
	0,94	--	--	
	0,79	--	--	
Cacops	--	0,77	--	OLSON 1976 " "
Fayella	--	0,84	--	
<u>Batrachosauria</u>				
Seymouria	0,71	0,60	0,655	WHITE 1939
Tseajaia	0,66	0,66	0,660	MOSS 1972
Kotlossia	0,62	0,63	0,625	BYSTROW 1944
Discosauriscidae	--	0,85	--	SPINAR 1953
	--	0,66	--	
	0,77	--	--	
	0,66	--	--	
	0,75	0,96	0,855	
	0,53	0,87	0,700	
	--	0,93	--	

	<u>Tib./Fem.</u>	<u>Rad./Hum.</u>	<u>P</u>	<u>Literaturangaben</u>
Discosauriscidae	0,75	0,85	0,800	SPINAR 1953
	0,77	0,85	0,810	
	0,61	0,85	0,730	
	0,57	0,91	0,740	
	0,72	--	--	
	0,77	0,87	0,820	
	0,75	--	--	
	0,70	0,70	0,700	
	--	0,87	--	
	--	0,90	--	
Archeria	--	0,54	--	HOTTON 1970
Gephyrostegus	--	0,53	--	" "
Proterogyrinus	--	0,60	--	" "
Mauchunkia	--	0,50	--	" "
Bruktererpeton	0,58	--	--	BOY & BANDEL 1973
<u>Captorhinomorpha</u>				
Captorhinus	--	0,70	--	OLSON 1976
Captorhinus aguti	0,63	0,62	0,625	FOX & BOWMAN 1966
Paleothyris	--	0,72	--	OLSON 1976
P. acadiana	0,64	0,61	0,625	CARROLL & BAIRD 1972
Hylonomus lyelli	0,50	--	--	" " "
Cephalerpeton	--	0,66	--	" " "
ventriornatum				
Anthracodromeus	0,54	0,49	0,510	" " "
longipes				
Brouffia orientalis	0,73	0,68	0,705	" " "
Captorhinikos	0,70	0,52	0,610	OLSON & BARGHUSEN 1962
chozaensis				
Batropetes truncatus	0,47	0,48	0,475	CARROLL & GASKILL 1971
	--	0,57	--	" " "
	--	0,55	--	" " "
<u>Diadectida</u>				
Diadectes	0,62	--	--	ROMER & BYRNE 1931
	0,68	--	--	" "
		0,60	--	OLSON 1976
<u>Procolophonia</u>				
Leptopleuron	0,75	0,80	0,775	KUHN 1969
lacertinum				
<u>Araeoscelida</u>				
	--	1,00	--	OLSON 1976
	0,96	0,91	0,935	VAUGHN 1955
<u>Pareiasauria</u>				
Bradysaurus	--	0,50	--	OLSON 1976

	<u>Tib./Fem.</u>	<u>Rad./Hum.</u>	<u>P</u>	<u>Literaturangaben</u>
<u>Pelycosauria</u>				
Clepsydrops coletti	0,59	--	--	ROMER & PRICE 1940
Varanosaurus acuti-				
rostris	0,76	0,74	0,750	" " "
Ophiacodon navajo-				
vicus	0,73	0,74	0,735	" " "
O. mirus	0,80	0,71	0,755	" " "
O. uniformis	0,86	0,77	0,815	" " "
O. hilli	--	0,72	--	" " "
O. retroversus	0,83	0,77	0,800	" " "
Varanopus brevi-				
rostris	0,76	0,84	0,800	" " "
Haptodus saxonicus	0,67	0,91	0,790	" " "
H. longicaudatus	0,77	0,80	0,785	" " "
H. macrourus	0,73	--	--	" " "
H. baylei	0,70	0,79	0,745	" " "
H. garnettensis	0,70	--	--	CURRIE 1977
H. garnettensis	0,76	--	--	CURRIE 1977
Sphenacodon ferox	--	0,73	--	ROMER & PRICE 1940
Sphenacodon ferocior	0,73	--	--	" " "
Dimetrodon milleri				
female	0,76	0,79	0,775	" " "
D. booneorum	0,77	0,82	0,795	" " "
D. limbatus female	0,83	0,86	0,845	" " "
D. limbatus male	0,82	0,81	0,815	" " "
D. Grandis	0,80	0,79	0,795	" " "
D. natalis	0,81	0,85	0,830	" " "
D. loomisi	0,85	0,85	0,850	" " "
D. gigashomogenes	0,83	0,83	0,830	" " "
Edaphosaurus boaner-				
ges	0,56	0,62	0,590	" " "
E. pogonias	0,58	--	--	" " "
Lupeosaurus kayi male	0,60	0,65	0,625	" " "
Mycterosaurus				
longiceps	0,90	--	--	" " "
Nitosaurus jacks-				
orum	0,72	0,75	0,735	" " "
Casea broili	0,73	0,79	0,760	" " "
Cotylorhynchus romeri	0,59	--	--	" " "
"	0,41	--	--	OLSON & BARGHUSEN 1962
"	--	0,47	--	STOVALL, PRICE &
"				ROMER 1966
"	0,62	--	--	" "
"	0,64	0,54	0,590	" "
"	0,41	0,42	0,415	" "
"	0,57	--	--	" "
"	0,58	0,46	0,520	" "
"	0,56	--	--	" "
"	--	0,58	--	" "
"	--	0,57	--	" "
Cotylorhynchus				
hancocki	0,43	--	--	OLSON & BARGHUSEN 1962
Trichasaurus				
texensis	--	0,75	--	ROMER & PRICE 1940

	<u>Tib./Fem.</u>	<u>Rad./Hum.</u>	<u>P</u>	<u>Literaturangaben</u>
<u>Therapsida</u>				
Watongia	--	0,71	--	OLSON 1974
"	--	0,27	--	" "
"	--	0,84	--	" "
Aulacocephalon	--	0,70	--	OLSON 1976
Lycaenops	--	0,75	--	OLSON 1976
<u>Eosuchia</u>				
Petrolacosaurus	--	0,97	--	OLSON 1976
"	1,20	1,20	1,20	PEABODY 1952
"	1,17			" "
"	--	1,05	--	" "
"	--	1,03	--	" "
Palaeogama vielhaueri	1,14	0,77	0,955	CARROLL 1973
Noteosuchus coletti	?0,95	--	--	" "
"lacertoid Skeleton"	0,96	0,91	0,935	" "
<u>Lepidosauria</u>				
Iguana	--	0,71	--	OLSON 1976

6. Ökologie

6.1. Fährtenvergesellschaftungen (Tab. 25, 26):

Vorbemerkungen:

Die Tabellen 25 und 26 zeigen eine Auflistung der bisherigen Fundpunkte (in stratigraphischer Abfolge) und ihrer Fauneninhalte entsprechend dem augenblicklichen Kenntnisstand.

Auffallend ist eine relative Faunenarmut in den tiefsten Abschnitten (= gesamte Kusel Gruppe) des Rotliegenden. In diesem Zusammenhang muß man sich jedoch stets vergegenwärtigen, daß diese Faunenarmut nicht "primär" zu sein braucht, sondern auch eine Folge mangelhafter Aufschlußverhältnisse und damit verbundener fehlender Abbaumöglichkeiten sein kann. Ist diese Faunenarmut ökologisch bedingt, so bleibt festzustellen, daß zwar insgesamt mit

Anthichnium salamandroides

Limnopus sp.

Amphisauropus latus

Jacobiichnus caudifer

Dromopus lacertoides

Dimetropus leisnerianus

?Ichniotherium cottae

bereits Fährten von Temnospondylen, Batrachosauria, Cotylosauria und Pelycosauria vorliegen, doch ist an den einzelnen Fährtenlokalitäten die Faunenzusammensetzung monoton. Zahlenmäßig überwiegen insgesamt Dromopus lacertoides-Fährten, die an manchen, durchaus gut erforschten Fundpunkten (Altenglan, Lauterecken) beinahe ausschließlich auftreten. Nur ganz vereinzelt können dazwischen auch Dimetropus-Fährten auftauchen (Lauterecken). Man kann also feststellen, daß die primäre Faunenvergesellschaftung in den stratigraphisch tiefsten Abschnitten des Rotliegenden sich möglicherweise durch die Reptilkomponenten Dromopus und Dimetropus auszeichnet.

Nach sukzessivem Hinzutreten neuer Batrachosauria-, Cotylosauria- und Pelycosauria-Fährten im Verlaufe der Jeckenbach Schichten liegt in den höchsten Jeckenbach Schichten mit

Anthichnium salamandroides

Limnopus sp.

Lithostratigraphie		Fährtenvergesellschaftungen	Fundpunkte		Anthracium salamandroides	Limnopus sp.	Amphisauropus imminutus	Amphisauropus latus	Hylodichnus armhardtii	Jacobichnus caudifer	Varanopus microdactylus	Dromopus lacertoides	Follipes absconditus	Amphisauroides sp.	Dimetropus leisenianus	Gilmoreichnus brachydactylus	Gilmoreichnus minimus	Ichthyotherium cotta	indet.
Wadern - Sch.	Wadern - Sch.	Windesheim F-1																	
	Wadern - Sch.	Monzingen F-1																	
Grenzlag. - Sch.	Grenzlag. - Sch.	Martinstein F-1																	
	Grenzlag. - Sch.	Sobernheim F-1c																	
na-Sch.	na-Sch.	F-1a																	
	na-Sch.	Meddersheim F-1																	
na-Sch.	na-Sch.	Sien F-1																	
	na-Sch.	Sien F-2																	
na-Sch.	na-Sch.	Sien F-3																	
	na-Sch.	Sien F-4																	
na-Sch.	na-Sch.	Sien F-5																	
	na-Sch.	Bärweiler F-1																	
na-Sch.	na-Sch.	Jakobsweiler F-1																	
	na-Sch.	Duchroth F-1																	
na-Sch.	na-Sch.	Burbach F-1																	
	na-Sch.	Kirrweiler F-1																	
na-Sch.	na-Sch.	Kirrweiler F-2																	
	na-Sch.	Kirrweiler F-3																	
na-Sch.	na-Sch.	Kirrweiler F-4																	
	na-Sch.	Kirrweiler F-5																	
na-Sch.	na-Sch.	Kirrweiler F-8																	
	na-Sch.	Imweiler F-1																	
na-Sch.	na-Sch.	Imweiler F-2																	
	na-Sch.	Imweiler F-3																	
na-Sch.	na-Sch.	Imweiler F-4																	
	na-Sch.	Imweiler F-5																	
na-Sch.	na-Sch.	Kirn F-1																	
	na-Sch.	Kirrweiler F-9																	
na-Sch.	na-Sch.	Kappeln F-2																	
	na-Sch.	Jeckenbach F-4																	
na-Sch.	na-Sch.	Jeckenbach F-5																	
	na-Sch.	Jeckenbach F-6																	
na-Sch.	na-Sch.	Kirrweiler F-1																	
	na-Sch.	Lettweiler F-2																	
na-Sch.	na-Sch.	Odernheim F-2																	
	na-Sch.	Odernheim F-1																	
na-Sch.	na-Sch.	Jeckenbach F-7																	
	na-Sch.	Jeckenbach F-2																	
na-Sch.	na-Sch.	Jeckenbach F-6																	
	na-Sch.	Jeckenbach F-3																	
na-Sch.	na-Sch.	Kirrweiler F-7																	
	na-Sch.	Jeckenbach F-1																	
na-Sch.	na-Sch.	Callbach F-4																	
	na-Sch.	Callbach F-1																	
na-Sch.	na-Sch.	Callbach F-2																	
	na-Sch.	Callbach F-3																	
na-Sch.	na-Sch.	Langenbach F-1																	
	na-Sch.	Lauterecken F-1																	
na-Sch.	na-Sch.	St. Wendel F-1																	
	na-Sch.	Eppelborn F-1																	
na-Sch.	na-Sch.	Altengian F-1b																	
	na-Sch.	Altengian F-1a																	

Tab. 25: Fährtenvorkommen und Fährtenvergesellschaftungen im Unter- und Oberrotliegenden mit Ausnahme der Rötelschiefer,

Fährtenvergesellschaftung Fundpunkte in den Rötelschiefern	Lianopus sp. Amphisauropus imminutus Amphisauropus latus	Dromopus lacertoides Anomoecilichnium sp. Phalangichnus cf. simulans Palmichnus renisus	Follipes absceus cf. Chelichnus sp. cf. Laeopus ambigus	Dimetropus leisenianus Ichthyotierium cottee	Schwimmfährten indet.
Eisenberg F-1	■	■		■	
Nackenheim F-1	■		■		
Nackenheim F-2		■	?		□
Nackenheim F-3a		■			
Nackenheim F-3b		■			
Nierstein F-3		?			
Nierstein F-2	■	■			□
Nierstein F-8					□
Nierstein F-7					□
Nierstein F-1d					□
F-1c		?	■	■	
F-1a		?	?		
Nierstein F-4	■	■	?	?	
Nierstein F-5		■			
Nierstein F-6		■	■	■	
Nierstein F-12e		■			
F-12d		■	■		
F-12c		■	■		
F-12b		■	?	■	
F-12a		■			
Nierstein F-11		■	?		□
Nierstein F-10		?			
Nierstein F-9		■	?		

Tab. 26: Fährtenvorkommen und Fährtenvergesellschaftungen der Rötelschiefer.

Amphisauropus imminutus

Amphisauropus latus

Hyloidichnus arnhardti

Jacobiichnus caudifer

Dromopus lacertoides

Foliipes abscisus

Amphisauroides sp.

Dimetropus leisnerianus

Gilmoreichnus brachydactylus

Gilmoreichnus minimus

Ichniotherium cottae

eine sehr heterogen zusammengesetzte Fauna vor. Einer zahlenmäßig stark vertretenen amphibischen Fauna steht hier eine gut entwickelte reptilische Fauna gegenüber. Allerdings muß vermerkt werden, daß Dromopus lacertoides-Fährten gegenüber ihrer Häufigkeit in der Kusel Gruppe einen starken Rückgang zeigen, und daß die Cotylosaurierfährten Dimetropus leisnerianus und Ichniotherium cottae relativ selten nachzuweisen sind. Insgesamt gesehen reicht die Fauna in dieser Zusammensetzung bis in die unteren Wadern Schichten. Zuvor jedoch machen sich gewisse, sicherlich ökologisch begründbare Differenzierungen bemerkbar. In den unteren bis mittleren Odernheim Schichten ist an verschiedenen, gut erforschten Fundpunkten wiederum eine relative Eintönigkeit in der Faunenzusammensetzung zu beobachten, während in den oberen Odernheim Schichten eine vollentwickelte amphibische Fauna einer etwas unvollständigen Reptilfauna gegenübersteht. Dromopus lacertoides ist mit Ausnahme einer Lokalität in den obersten Odernheim Schichten immer noch selten. Erst in dem oberen Abschnitt der Grenzlager Schichten tritt Dromopus lacertoides teilweise wieder verstärkt auf, außerdem kann hier mit Varanopus microdactylus eine neue Cotylosaurierfährte nachgewiesen werden. Neben diesen beiden genannten Fährten sind im oberen Grenzlagerbereich nur noch Amphisauropus latus und Amphisauroides sp. als sehr seltene Fährten zu verzeichnen.

In den unteren Wadern Schichten liegt wieder eine sehr heterogen zusammengesetzte Fauna vor, allerdings tritt die amphibische Komponente sehr stark hinter die reptilische zurück. Diese Tendenz verstärkt sich noch in den Rötelschiefern, obwohl mit Limnopus sp., Amphisauropus imminutus und A. latus vereinzelt immer noch Amphibien nachzuweisen sind. Ebenso zeigt die Reptilfauna bedeutende

Veränderungen. Dromopus lacertoides tritt sehr stark hervor, wie teilweise bereits schon in den Wadern Schichten und mit Anhomoi-ichnium sp., Phalangichnus cf. simulans, Palmichnus renisus, cf. Chelichnus sp. und cf. Laoporus ambiguus zeigen sich neue Cotylosaurier-Elemente, während die Pelycosaurier sehr stark zurückweichen. Zusammenfassend kann man sagen, daß etwa vier Vergesellschaftungsformen zu erkennen sind:

1. Eine Amphibien-Reptilien-Vergesellschaftung mit Überwiegender Reptilkomponente (= Kusel Gruppe).
2. Eine relativ ausgewogene Amphibien-Reptilien-Vergesellschaftung (Top untere Lebach Gruppe).
3. Eine Amphibien-Reptilien-Vergesellschaftung mit Überwiegender Amphibien-Komponente (= Top mittlere Lebach Gruppe).
4. Eine Reptilvergesellschaftung mit untergeordnetem Amphibanteil. (Wadern Schichten, Rötelschiefer).

Auf die Gründe für diese wechselnden Faunenzusammensetzungen wird später einzugehen sein.

6.2. Wechselbeziehungen zwischen Fazies und Tetrapodenfährten

6.2.1. Charakterisierung der Fazies von Fährtenhorizonten:

Tetrapodenfährten-führende Horizonte sind im saar-pfälzischen und rheinhessischen Rotliegenden meist in eine feinklastische Sedimentabfolge eingeschlossen, die einen vielfach raschen Wechsel - oft im Millimeterbereich - zwischen Feinsand-, Silt- und Tonsteinen zeigen. In stratigraphisch tieferen Abschnitten sind diese Serien meist grau, grau-braun oder grau-grün und nur ganz vereinzelt rot (vgl. Alsenzer Rotfolge) gefärbt. In stratigraphisch höheren Abschnitten - etwa ab Tholey Gruppe - dominieren bunte, zumeist rote Farben, und hier können auch Konglomerate bzw. Fanglomerate in die Gesamtabfolge eingeschlossen sein. Die eigentlichen Eindrücke (= Positive) wurden ursprünglich in noch bildsame tonige oder siltige "Schlurpe" eingetreten, die anschließend ihre behutsame Einbettung durch allmählich steigendes Wasser mit sanftem Absatz von Feinsanden bis Silten erfuhren (vgl. hierzu auch SCHÄFER & RAST 1976), so daß sich die Ausgüsse (= Negative) der Fährten auf den Untersei-

ten von dünnen Feinsand- oder Siltsteinlagen finden lassen.

An organischen "Überresten" kommen zusammen mit den Tetrapodenführten auch Insektenführten, "Wurmspuren", seltener Pflanzen und ?Laevicyclus vor. Nicht selten sind im selben Profil entweder unmittelbar oder mehrere Meter über bzw. unter einem Führtenhorizont auch Pflanzenreste in Form von Wurzeln, Beblätterung, Samen oder als Pflanzenhacksel, seltener Muscheln und/oder ihre Ruhespuren, Medusen, sonstige Lebensspuren, Fische und sogar Skelette von Amphibien wie Branchiosaurier und Sclerocephalus zu verzeichnen. An Schichtungs- und Schichtflächenmerkmalen können Parallel-, Schräg- und Rippelschichtung, "Regentropfeneindrücke", Trockenrisse, Schleifmarken, load casts und Entwässerungsstrukturen genannt werden.

Die petrographische und lithofazielle Ausbildung der Schichten des Unterrotliegenden wie ihr Fossilinhalt deuten darauf hin, daß sich in ihrer vertikalen wie lateralen Sequenz unterschiedliche Entwicklungsstadien kontinentaler, reliefarmer Sedimentationsbecken wie Seephasen mit absinkender Tendenz des Beckenbodens, nachfolgende Aufsedimentation durch deltaisch-fluviatile Prozesse oder Schuttfächerbildungen und Ruhephasen, die durch schlammige Überflutungsflächen gekennzeichnet sind, einander abwechseln (vgl. SCHÄFER & RAST 1976). In diesem Rahmen ist der Sedimentationsraum und die Genese von Tetrapodenführten-Horizonten zu sehen. Deshalb ist es wichtig, die nähere Umgebung der Führtenhorizonte mit in die Untersuchungen einzubeziehen, um zu einer gewissen Klassifizierung ihres Sedimentationsraumes zu gelangen. Nach dem bisherigen Kenntnisstand ist folgende grobe Einteilung nach benachbarten Fossil- und Gesteinshorizonten möglich:

A) Nahe Seeablagerungen mit Fischen und/oder Branchiosauriern, Sclerocephalus, Uronectes:

Das benachbarte Vorkommen von Nektonten wie etwa Palaeonisciden, Branchiosauriern, Sclerocephalus sowie seltenen Nektobenthonten (Uronectes) deuten auf die unmittelbare Nähe von Seen unterschiedlicher Ausdehnung und Morphologie hin, die sich durch relativ ruhige Sedimentation, hohem Gehalt an organischem Detritus und wechselnder Durchlüftung auszeichnen. So unterscheidet etwa BGY (1978, S. 65) fünf verschiedene Branchiosaurier-Faunen, die

zusammen mit ihrer Begleitfauna unter Berücksichtigung der Sedimenttypen direkte Rückschlüsse auf den möglichen Ablagerungsraum gestatten.

Die Fährtenenerzeugung und Fährtenüberlieferung erfolgte im randlichen, noch fluviatil geprägten Deltabereich dieser Seen. Es ist anzunehmen, daß hier größere Areale zeitweilig trockenfielen, so daß landlebende Tetrapoden sie auf Nahrungssuche überqueren konnten. Im Profil können diese randliche Deltafazies mit Fährtenüberlieferung und Stillwasser-Fazies mit Körperfossil-Horizonten relativ dicht übereinander liegen. Fährtenhorizonte dieser Entstehung sind im Unterrotliegenden weit verbreitet.

B) Nahe Pflanzenhorizonte der Feuchtf flora:

Benachbarte Pflanzenhorizonte sind nur dann aussagekräftig, wenn es sich um autochthone oder parautochthone Horizonte handelt. So zeigen etwa Wurzelhorizonte der Feuchtf flora eine in situ Besiedlung durch schlammliebende Pflanzen (Calamiten) an, wie sie in Niederungen unmittelbar am Rande stehender oder fließender Gewässer vorherrschend gewesen sein mögen. Dagegen weist die Überlieferung mehr oder weniger kompletter Pflanzenwedel mit feinsten Details wie etwa zarter Beblätterung darauf hin, daß Einbettungsort und Standort nicht weit voneinander entfernt lagen. Diese Pflanzenreste wurden bei Überflutungen von einer nur noch schwachen Strömung über eine kurze Strecke transportiert und rasch eingebettet. Die unmittelbare Aufeinanderfolge von Wurzelhorizonten oder Horizonten mit detaillierter Überlieferung und Fährtenhorizonten ist meist ein Beweis dafür, daß der Sedimentationsraum im Bereich der schlammigen Überflutungsebene eines Deltagebietes liegt. Ausgenommen von dieser etwas verallgemeinerten, modellhaften Vorstellung sind manche Lokalitäten des Oberrotliegenden (Sobernheim), wie wir noch sehen werden.

C) Ansonsten können eingeschwemmte Pflanzenreste und -häcksel sowohl im Delta-topset als auch im Delta-foreset wie in der Seephase zusammen mit einer bestimmten Branchiosaurierpopulation (vgl. BOY 1978, S. 65) vorkommen. Unter den eingeschwemmten Pflanzen dominieren die Reste von Floren trockener Standorte, die weiter flußaufwärts angesiedelt waren und durch das Unterschneiden von Prallhängen der maandrierenden Flüsse zum Transport bereitgestellt (BOY, mündl. Mitt.). Solche allochthone Pflanzenhorizonte sind nur von

geringer Aussagekraft und bestätigen lediglich den allgemeinen "lowland"-Charakter des Sedimentationsraumes.

D) Im Oberrotliegenden haben sich die Verhältnisse derart geändert, daß die Sedimentationsräume der Fährtenhorizonte einer eigenen Klassifizierung bedürfen. Während im Unterrotliegenden kaum ein Relief zwischen ebenem Becken und Liefergebiet besteht, wird es im Oberrotliegenden erheblich steiler. Der Sedimentcharakter ist ausgesprochen gegensätzlich, Schuttfächer und Seen kommen zusammen vor. Dagegen haben sich die Beständigkeit, räumliche Ausdehnung und Tiefe der Basserbedeckung geändert (SCHAFFER & RAST 1976). In diesem Rahmen sind die Tetrapodenfährten-Horizonte des Oberrotliegenden zu sehen. Wobei noch grundsätzliche Unterschiede zwischen denen der Wadern Schichten und der Rötelschiefer zu treffen sind. Die Fährten von Sobernheim (Wadern Schichten) etwa wurden mit Sicherheit im Überflutungsbereich eines (kleinen) Sees erzeugt. FALKE (1974 b) spricht in diesem Zusammenhang von "einer Oase und damit von der einstmaligen Existenz eines kleinen Seebeckens, das von Pflanzen umstanden und von Tieren belebt war (die hier auch fossilisiert wurden). Solche zeitweilig mit Wasser erfüllten Becken sind im Oberrotliegenden hier und dort nachweisbar". Für den Sedimentationsraum der Rötelschiefer erkennt FALKE eine sehr flache Alluvial-Ebene, die zeitweilige Schichtfluten erlebte. Die Fährten der Rötelschiefer konnten somit in einem "playa"-Bereich erzeugt worden sein, der periodisch trockenfiel. Bemerkenswert für die Rötelschiefer ist jedenfalls das eng benachbarte Vorkommen von Horizonten mit zahlreichen Medusen-Abdrücken und Tetrapodenfährten. Diese Hydromedusen dürften typisch sein für planktonreiche, stehende Gewässer. Eventuell wurden sie bei einem kurzfristigen Ansteigen des Wasserspiegels in die Randzonen des Sees transportiert und strandeten dort im Flachwasser. Ihre Weichteile verwesten schnell, jedoch blieben ihre Abdrücke im Schlamm (der Überflutungsebene), durch letzte pulsierende Bewegungen verstärkt, erhalten. Bemerkenswert ist, daß Abdrücke von Hydromedusen bisher nur in höheren Abschnitten des Rotliegenden, und zwar in den Hornburger Schichten des Südharzgebietes und im Oberrotliegenden von Nierstein gefunden wurden (vgl. hierzu BOY 1976, S. 16).

Insgesamt läßt sich sagen, daß die Fährtenhorizonte des Oberrotliegenden stärkeren "upland"-Charakter aufweisen, die Fährtenenerzeugung

erfolgte jedoch nach wie vor im Bereich schlammiger Überflutungsebenen. Trockene, rein terrestrische Standorte waren nach SCHÄFER & RAST (1976) im Saar-Nahe-Becken nicht vorhanden.

6.2.2. Einfluß der Fazies auf die stratigraphische Fährtenverbreitung:

Im südwestdeutschen Rotliegenden lassen sich bisher vier, auf dem Vorkommen von Tetrapodenfährten basierende biostratigraphische Abschnitte aushalten. Dabei sind die Untergrenzen der jeweiligen Abschnitte meist durch das Auftreten "neuer" Arten definiert. Man muß sich jedoch stets vor Augen halten, daß diese Grenzen auch biologische Verbreitungsgrenzen sein können und nicht unbedingt biostratigraphischen Grenzen zu entsprechen brauchen. Denn in tieferen Abschnitten des Unterrotliegenden herrscht eine lakustrine Fazies vor, die einen reliefschwachen Sedimentationsraum mit ausgesprochenen Seephasen anzeigt. Dieser Bereich bot nur bestimmten Tetrapoden den entsprechenden Lebensraum. Rein zahlenmäßig überwiegen hierbei die Erzeuger von Dromopus lacertoides-Fährten, deren Erzeuger offensichtlich den Ufersaum größerer und kleinerer Seen einer Seenplatte und die sie eventuell verbindenden Fluchtgebiete bevölkerten und den sich ihnen hier bietenden Nahrungsüberfluß genutzt haben. Fährten aus einer fluviatil geprägten Fazies sind in diesem Abschnitt selten und liegen nur an der Lokalität Dirmingen-Eppelborn vor. Leider ist von dort nur eine kleine Fährten-Platte bekannt, die eine sehr große Dimetropus-Einzelfährte und eine mehr oder weniger zusammenhängende, kleinere Limnopus-Fährte zeigt.

Neben den Erzeugern von Anthichnium- und Limnopus-Fährten mögen auch andere, kleinere Amphibien diesen extrem feuchten und eintönigen Biotop einer Seenplatte in großer Individuenzahl besiedelt haben. Doch konnten ihre Fährten nur dann überliefert werden, wenn sie die gewässerferneren "mud plains" überquerten, was sie sicherlich von Zeit zu Zeit getan haben.

Sehr große Tiere wie etwa die Dimetropus-Erzeuger sind wohl kaum ständige Bewohner dieses Lebensraumes, sondern wandern wahrscheinlich zeitweilig aus anderen nicht überlieferten Fossilgebieten ein, so daß ihre Fährten nur sehr selten in dem Zeitabschnitt der Kusel Gruppe überliefert sind.

Während des chronostratigraphischen Abschnittes der oberen Lauter-
ecken bis tiefen Jeckenbach Schichten beginnt sich eine einschnei-
dende Änderung abzuzeichnen. Das Relief ist zwar immer noch flach,
aber etwas unruhiger geworden, so daß sich verstärkt fluviatiler
Einfluß bemerkbar macht, bis in den Jeckenbach und Odernheim Schich-
ten ein ständiger Wechsel von lakustriner bis fluviatiler Fazies
vorliegt. Damit scheint die Bereitstellung neuer, vielfältigerer
Biotope verbunden zu sein, deren Besiedelung durch terrestrisch
adaptierte Tetrapoden unmittelbar erfolgte. Denn nur dadurch kann
die plötzlich auftretende Formenmannigfaltigkeit an der Wende
Obere Kusel/Untere Lebach Gruppe erklärt werden. Unter anderem
werden diese Bereiche von stärker an bestimmte ökologische Nischen
adaptierte Formen besiedelt worden sein, die bei einer erneuten
Änderung ihres Lebensraumes ausstarben oder in andere Gebiete ab-
wanderten. Weiterhin wanderten große Tiere ein, wie die Dimetropus-
und Ichniotherium-Fährten beweisen, die sicherlich einen beacht-
lichen Aktionsradius hatten. Dromopus-Erzeuger treten zunehmend
zurück, da ihr idealer Lebensraum zu sehr eingeengt wurde. Sie
tauchen erst im Oberrotliegenden zu Zeiten ausgeglichener Sedimen-
tation wieder verstärkt auf.

Im chronostratigraphischen Abschnitt der Wadern Schichten wird das
zuvor flache Relief zunehmend steiler. Dennoch bevölkerte eine
ähnliche Fauna wie die der unteren und mittleren Lebach Gruppe
die schlammigen Überflutungsebenen wassererfüllter Becken, die im
Oberrotliegenden noch verschiedentlich nachzuweisen sind. Ledig-
lich die Amphibien treten nur noch sporadisch auf. Darin, sowie
in den vorherrschenden roten Sedimentfarben und den weit verbrei-
teten Fanglomeraten, kann sich ein Klimaumschwung von humideren
Verhältnissen mit beständigerer Wasserführung zu etwas arideren
Verhältnissen mit nur stoßweisen Niederschlägen dokumentieren.
Ab mittlerem Abschnitt der Wadern Schichten sind die meisten der-
jenigen Formen nicht mehr nachzuweisen, die erst in den Jeckenbach
Schichten einsetzten und eventuell besondere ökologische Nischen
besiedelten. Im mittleren und oberen Abschnitt der Rötelschiefer
(= lithologisches höchstes Oberrotliegendes bzw. terrestrische
Vertretung des Zechsteines nach FALKE (1974 a)) wird diese sicher-
lich paläoklimatologisch und paläomorphologisch bedingte Faunen-
reduktion noch deutlicher. Es können aber immer noch Formen

nachgewiesen werden, die bereits in der Kusel Gruppe vorhanden waren, und deren Anpassungsfähigkeit an wechselnde Lebensbedingungen relativ groß war. Andererseits treten hier auch Reptilien auf, die in chronostratigraphisch älteren Abschnitten nicht nachzuweisen waren. Dies muß nicht notwendigerweise gleichbedeutend sein mit einem erstmaligen Einsetzen, sondern dies kann auch bedeuten, daß die Fährtenvorkommen der mittleren und oberen Rötelschiefer in "lowland"-ferneren Gebieten einer Überflutungsebene angesiedelt sind, und die Faunenzusammensetzung letztlich nur die Folge eines Faunenaustausches zwischen etwas tiefer und etwas höher gelegenen Gebieten ist. Ausgesprochene "lowland"-Gebiete sind aber nicht überliefert und existierten möglicherweise überhaupt nicht.

Zusammenfassend läßt sich etwa sagen: Die Summe aller Faktoren, die letztlich den Faziesbegriff ausmachen, beeinflußt sowohl die geographische als auch die stratigraphische Verteilung und Vergesellschaftung der Tetrapodenfährten. Deshalb können anhand der Fährten erst dann biostratigraphische Aussagen getroffen werden, wenn es möglich ist, den Sedimentationsraum der Fährtenenerzeugung und -überlieferung eindeutig zu interpretieren und seine Lagebeziehungen zu anderen Faziesbezirken zweifelsfrei zu klären.

6.3. Zusammenfassung der ökologischen Betrachtungen:

Die fahrtenerzeugenden Amphibien und Reptilien des Unterrotliegenden besiedelten Lebensräume von ausgesprochenem "lowland"-Charakter. Dabei ist bemerkenswert, daß ein relativ eintöniger Lebensraum, wie etwa eine größere Seenplatte, eine monotone Fauna aufweist. So liegen zwar in der Kusel Gruppe bereits Vertreter der Temnospondylia, Batrachosauria, Cotylosauria und Pelycosauria vor, doch eine Vergesellschaftung im engeren Sinne läßt sich selten nachweisen. Mit den häufigen Dromopus lacertoides-Fahrten dominiert eine Reptilkomponente, die auf mittelgroße Cotylosauria von lacertoidem Habitus zurückzuführen ist.

Mit der Bereitstellung eines vielfältigeren Lebensraumes (etwa ab unt. Lebach Gruppe), der die verschiedenartigsten ökologischen Nischen anbietet, wird auch die Fauna reichhaltiger. Vermutlich infolge Wanderungs-Aktivitäten kommt es zu lokalen Vermischungen der Fauna und damit zum ersten Male zu echten Vergesellschaftungen vom Temnospondylia-Batrachosauria-Cotylosauria-Pelycosauria-Typus. Vorherrschend sind verhältnismäßig kleinwüchsige, aber insgesamt terrestrisch adaptierte und aktive Amphibien und Reptilien. Große, schwerfällige Pelycosauria sind selten und wandern wohl von Zeit zu Zeit aus entfernteren, flußaufwärts gelegenen Gebieten ein. Erstmals treten jedoch auch kleine, aktive Pelycosauria (Gilmoreichnus) als vermutlich ständige Bewohner dieses engeren Raumes auf. Unter den Cotylosauria treten die Erzeuger der Dromopus-Fahrten, die in der Kusel Gruppe zahlenmäßig sehr stark vertreten waren, zunehmend zurück. Eventuell wandern sie verstärkt in andere Gebiete ab, und die freiwerdende ökologische Nische besetzen leichtgebaute, relativ aktivere Cotylosauria von einem annähernd lacertoiden Habitus (Hyloidichnus). Auffallend ist das häufige Neben- und Miteinander-Vorkommen von Hyloidichnus- und Gilmoreichnus-Fahrten, so daß eine unmittelbare Konkurrenz dieser etwa gleich großen und vergleichbar aktiven Cotylosauria und Pelycosauria bestehen kann.

Auch für ausgesprochen inaktive, kleine Cotylosauria (Jacobiichnus) scheinen geeignete Lebensbedingungen vorhanden zu sein. Zeitweilig kommt es (?infolge lokaler Klimaschwankungen) zu Ungleichgewichten in der Amphib-Reptil-Vergesellschaftung in dem

Sinne, daß gelegentlich die Amphibien oder Reptilien stärker in Erscheinung treten.

Im oberen Grenzlagerabschnitt setzen mit Varanopus-Fährten ausgesprochen aktive Cotylosauria von lacertoidem Habitus ein. Zusammen mit einem lokal erneut verstärkten Vorkommen von Dromopus-Fährten beginnen sich die lacertoiden Cotylosauria-Elemente stärker in den Vordergrund zu schieben. Dies kann die Folge eines Klimaumschwunges von mehr humiden zu etwas arideren Verhältnissen sein, was sicherlich auch zu dem zahlenmäßigen Rückgang der Amphibien beiträgt. Dennoch reichen sowohl die Temnospondylia als auch die Batrachosauria mit Limnopus- bzw. Amphisauropus-Fährten bis in die höchsten Oberrotliegend-Abschnitte (Rötelschiefer) hinein. Unter den Reptilien, die bereits schon in der Kusel Gruppe einsetzen, sind es Dromopus- und Dimetropus-, eventuell auch die Ichniotherium-Fährtenherzeuger, welche bis in die jüngsten Rotliegend-Schichten hinein aushalten. Vermutlich sind die Toleranzgrenzen dieser Formen gegenüber den veränderlichen Umwelteinflüssen relativ weit gesteckt. D.h. es kann sich sowohl bei den Amphibien als auch bei den Reptilien um Formen mit nicht näher spezialisierter Lebensweise handeln.

Der Schwerpunkt der Fauna liegt im höchsten Oberrotliegenden bei mittelgroßen, lacertoiden Cotylosauria, die im Vergleich zu den Varanopus-Erzeugern nicht sehr aktiv sind. Die Vergesellschaftungsform kann nur noch als monoton bezeichnet werden, in verschiedenen Horizonten treten beinahe ausschließlich Dromopus-Fährten auf. Dies kann analog zu den Verhältnissen in der Kusel Gruppe bedeuten, daß der Lebensraum relativ ausgeglichen und eintönig ist.

7. Stratigraphie

7.1. Lithostratigraphie des "Rotliegenden" SW-Deutschlands:

Unterlagert wird das Rotliegende vom Karbon, Überlagert vom marinen Zechstein, der jedoch im Saar-Nahe-Gebiet - mit einer Ausnahme in der hier nicht näher behandelten Südpfalz - nicht nachzuweisen ist. Seine terrestrischen Äquivalente sollen nach FALKE (1974 a: S. 10) nur lokal auszuhaltende Schichtfolgen sein, die als "Kreuznacher Sandstein" und als "Rötelschiefer" bezeichnet werden; letzterer wird vom Buntsandstein überlagert. Buntsandstein von nicht näher definiertem chronostratigraphischem Rang verhüllt überhaupt die gesamte Südostbegrenzung der Saar-Nahe-Senke.

7.1.1. Untergrenze des saar-pfälzischen Rotliegenden

Eine Grenzziehung nach lithologischen Kriterien zwischen Rotliegendem und den unterlagernden Serien ist im Saar-Nahe-Gebiet etwas schwierig, da diese Grenze leider ursprünglich chronostratigraphisch verstanden wurde und in dem entsprechenden chronostratigraphischen Abschnitt die Sedimentation weitgehend kontinuierlich verlief. FALKE, der eine rhythmische Gliederung des Unterrotliegenden befürwortet (1974 a: S. 2), sieht den ersten eigentlichen Unterrotliegend-Abschnitt eingeleitet durch ein Konglomerat, das sogenannte "Dirminger Konglomerat", welches "nach Westen bis Nordwesten auch noch jüngere Schichten vertritt". (Im Saar-Nahe-Gebiet setzt wenige zehner Meter oberhalb dieses Konglomerats der Farnsamer Callipteris conferta ein, der nach internationaler Übereinkunft die Karbon-Perm-Grenze markiert. Leider unterscheidet FALKE nicht Lithostratigraphie und Chronostratigraphie und versteht das "Dirminger Konglomerat" als Leithorizont für die Karbon-Perm-Grenze.)

7.1.2. Lithostratigraphische Gliederung des saar-pfälzischen Rotliegenden

Die hier angewendete lithostratigraphische Gliederung folgt den von ATZBACH & SEIB (1972) und FALKE (1974 a) gegebenen Grundzügen; die Nomenklatur richtet sich nach der vom Geologischen Landesamt Rheinland-Pfalz in Rücksprache mit dem Geologischen Institut der Universität Mainz 1971 getroffenen Regelung für die Abfolge in Beckenfazies.

Das Rotliegende wird in die beiden großen lithostratigraphischen Einheiten "Unterrotliegendes" und "Oberrotliegendes" eingeteilt, wobei die erstere die Kusel, Lebach und Tholey Gruppe umfaßt, die letztere dagegen nur die Nahe Gruppe. Die Kusel Gruppe wird durch das bereits erwähnte "Dirminger Konglomerat" gegen die Breitenbach-Schichten (+ = oberstes Karbon) abgegrenzt und beinhaltet als Schichten (-glieder) vom Liegenden zum Hangenden die Remigiusberg, Altenglan, Wahnwegen, Quirnbach und Lauterecken Schichten. Die tieferen Serien Remigiusberg, Altenglan und Wahnwegen Schichten können aufgrund ihrer petrographischen und faziellen Ausbildung gut gegeneinander abgegrenzt werden; Schwierigkeiten der Abgrenzung ergeben sich lediglich im mittleren Abschnitt zwischen Wahnwegen und Quirnbach Schichten, die jedoch bei kompletten Profilabfolgen weitgehend ausgeräumt werden können (BOY, mündl. Mitt.). Das jüngste Schichtglied der Kusel Gruppe, die Lauterecken Schichten, wird durch das auffällige und charakteristische "Feistkonglomerat" gegenüber den unterlagernden Quirnbach Schichten abgegrenzt.

Zur Lebach Gruppe zählen: Jeckenbach, Odernheim und Disibodenberg Schichten. FALKE (1974a: S. 6) legt die Basis der Lebach Gruppe an die ersten Rotlagen der sogenannten "Alsenzer Rotfolge", benannt nach dem Locus typicus Alsenz auf der SE-Flanke des Pfälzer Saates. BOY (1965) und Theuerjahr (1967) lassen die Untergrenze der Lebach Gruppe ebenfalls mit dem Einsetzen einer umfangreichen Rotfolge zusammenfallen, die sich auf der SE-Flanke der Nahe-Mulde aus insgesamt sieben einzelnen Rothorizonten unterschiedlicher Mächtigkeit aufbaut, deren Identität mit der "Alsenzer Rotfolge" jedoch noch nicht geklärt ist. Ebenfalls auf der SE-Flanke der Nahe-Mulde bezeichnet ATZBACH (1971) im Raume Kusel die dort rotgefärbte Bausandsteinabfolge, die von BOY (1965) und THEUERJAHR (1967) in die obere Kusel Gruppe gestellt wird, als "Alsenzer Rotfolge" und damit als Basis Lebach Gruppe, so daß hier insgesamt noch einige Verwirrungen und Korrelationsschwierigkeiten bestehen. Innerhalb der Lebach Gruppe treten hinsichtlich einer Trennung zwischen Jeckenbach und Odernheim Schichten nach faziellen und petrographischen Gesichtspunkten erhebliche Probleme auf. Eine vorläufige Grenze wird auf der SE-Flanke der Nahe-Mulde an den fünften Rothorizont der oben erwähnten Rotfolge gelegt (BOY, mündl. Mitt.). Die Grenze Odernheim/Disibodenberg Schichten dagegen ist gut zu

fassen, im NE stellt sie der sogenannte "Arthropoden-Horizont" dar (BOY 1965), der einem Teil der Abfolge des "Toneisensteinlagers" im SW entsprechen könnte.

Die Tholey Gruppe setzt sich aus Oberkirchen und Thallichtenberg Schichten zusammen. Ihre Zweiteilung folgt der rhythmischen Gliederung FALKEs in eine fluviatile Prägung zeigende Arkoseabfolge und in die sogenannte Wiederholung der Lebacher Fazies, "die vermutlich in einem geschlosseneren, nach Nordosten sich ausdehnenden Seebecken zum Absatz gekommen ist" FALKE (1974a: S. 7). Im Top der Lebacher Wiederholung wird die Grenze zum Oberrotliegenden gezogen.

Das Oberrotliegende der Nahe-Mulde wird in einer lithostratigraphischen Einheit, die als Nahe Gruppe benannt ist, zusammengefaßt. Ihre Basis bildet die Sedimentabfolge der Freisen Schichten, die auch schon mächtige Tuffe beinhalten können, gefolgt von einem ungegliederten Vulkanitkomplex mit Sedimenteinschaltungen, dem sogenannten "Grenzlagerkomplex". Die über dem Vulkanit-Komplex einsetzende sedimentäre Abfolge wird nach GEIB & ATZBACH (1972) in Wadern, Sponheim und Kreuznach Schichten gegliedert. Eine scharfe Grenzziehung ist nach den genannten Autoren zwischen diesen lithologischen Einheiten nicht möglich, da sie in starkem Maße lateral ineinander verzahnen. Die Kreuznach Schichten überlagern mit mehr oder weniger starken lateralen wie vertikalen Verzahnungen sowohl Wadern als auch Sponheim Schichten. Die Wadern Schichten dagegen verzahnen von NW nach SE sehr intensiv mit den Sponheim Schichten.

7.1.3. Randfazies

Die geschilderten Verhältnisse bei der Abfolge des Unter- und tieferen Oberrotliegenden beschränken sich auf die Abfolge in Beckenfazies. Die Randfazies ist nach BOY, FICHTER & RAST (1978) "generell lückenhafter als die Beckenfazies, läßt sich vielfach nur schwer mit der Beckenfazies parallelisieren und enthält mächtige Serien, die kaum eine Fossilhaltung erlauben". Dennoch gelangen einige Führtenfunde sowohl in der SW- als auch in der NW-Randfazies (vgl. Tabelle 1).

7.1.4. Obergrenze

Im engeren Saar-Nahe-Gebiet wird das Rotliegende nicht - wie eingangs schon erwähnt - vom marinen Zechstein überlagert, sondern

von von chronostratigraphisch nicht näher definiertem Buntsandstein. Allerdings sollen mit den "Rötelschiefern" in der südöstlichen Pfälzer Mulde sowie den Kreuznach Schichten in der NW-Randfazies terrestrische Vertretungen des Zechsteins vorliegen (FALKE 1974).

7.2. Biostratigraphische Abschnitte des südwestdeutschen Rotliegenden

Der Rahmen für die stratigraphische Ordnung der Fossilvorkommen ist durch die vertikale Aufeinanderfolge lithologisch unterscheidbarer Gesteinskomplexe vorgegeben, die ihrerseits durch das Vorkommen von Fossilien und die Art ihrer Vergesellschaftung neben lithostratigraphischen auch biostratigraphischen Charakter erhalten. Somit kann der gesamte lithostratigraphische Abschnitt zwischen tieferen Altenglan Schichten und höheren Rötelschiefern als biostratigraphische Einheit ausgewiesen werden. Eine Unterteilung dieser weit gefaßten biostratigraphischen Einheit kann darauf beruhen, daß weder eine Kontinuität in der Überlieferung an sich noch in der Faunenreichhaltigkeit und Faunenvergesellschaftung besteht. Außerdem scheinen gewisse Führten in bestimmten lithostratigraphischen Niveaus erstmals aufzutreten, so daß eine Abgrenzung kleinerer biostratigraphischer Einheiten zumindestens im weitesten Sinne erfolgen kann. Natürlich ist die Gefahr groß, daß damit faziell bedingte Verbreitungsgrenzen und keine chronostratigraphischen Verbreitungsgrenzen erfaßt werden.

Nach dem bisher Überlieferten Artenreichtum und der Art der Führtenvergesellschaftung erkenne ich vier biostratigraphische Abschnitte.

Der Abschnitt A umfaßt nahezu die gesamte Kusel Gruppe und zeichne sich durch seine Artenarmut aus (vgl. Tab. 27). Seine provisorische Untergrenze an der Basis der Altenglan Schichten ist durch die mangelnde Überlieferung in diesem Bereich gegeben, seine Obergrenze wird durch das Einsetzen von Abschnitt B definiert. An Führten beinhaltet Abschnitt A folgende Arten:

?Anthichnium salamandroides

Limnopus sp.

Amphisauropus latus



Tab. 27:
Stratigraphische Verbreitung der Tetrapodenfährten-Arten
des südwestdeutschen Unter- und Oberrotliegenden.

Dromopus lacertoides

Dimetropus leisnerianus

? Ichniotherium cottage

Abschnitt B umfaßt eventuell den obersten Teil der Kusel Gruppe (ob. Lauterecken Schichten), die gesamte Lebach und Tholey Gruppe sowie den untersten Abschnitt der Nahe Gruppe (untere Grenzlager Schichten). Seine Untergrenze ist durch das sukzessive Einsetzen "neuer" Fährtenarten nicht sehr eng zu fassen. Die Grenze muß jedoch zwischen oberen Lauterecken und unteren Jeckenbach Schichten anzunehmen sein, da sich die Fauna bereits in den mittleren Jeckenbach Schichten zu konsolidieren scheint. Im Abschnitt B kommen zu den Fährten des Abschnittes A folgende Arten hinzu:

Jacobichnus caudifer

Gilmoreichnus brachydactylus

Gilmoreichnus minimus

Hyloidiichnus arnhardti

Amphisauropus imminutus

Amphisauroides sp.

Foliipes abscisus

Ab Top Odernheim Schichten ist G. minimus nicht mehr nachzuweisen. Die Obergrenze des Abschnittes B wird durch das Einsetzen von Abschnitt C definiert.

Abschnitt C umfaßt die oberen Grenzlager Schichten, die gesamten Wadern Schichten und den unteren Teil der Rötelschiefer. Seine Untergrenze ist durch das erstmalige Auftreten von Varanopus microdactylus, seine Obergrenze durch das Einsetzen von Abschnitt D gegeben. Zu den Fährten des Abschnittes B kommt also nur die Fährtenart Varanopus microdactylus neu hinzu. Ab dem mittleren Abschnitt der Wadern Schichten können folgende Fährtenarten nicht mehr nachgewiesen werden:

Jacobichnus caudifer

Anthichnium salamandroides

Gilmoreichnus brachydactylus

Hyloidiichnus arnhardti

Amphisauroides sp.

Foliipes abscisus

Varanopus microdactylus

Ob es sich dabei um eine biologische oder eine fazielle Verbreitungsgrenze handelt, mag dahingestellt bleiben.

Abschnitt D umfaßt den mittleren und oberen Abschnitt der Rötelschiefer. Seine Untergrenze ist durch den erstmaligen gesicherten Nachweis folgender Fährtenarten gegeben, die zu den aus dem Abschnitt C verbleibenden Formen hinzutreten:

Anhomoiichnium sp.

Phalangichnus cf. simulans

Palmichnus renisus

Als fragliche Formen treten ebenfalls erstmals auf:

cf. Laoporus ambiguus

cf. Chelichnus sp.

Ab Top mittlere Rötelschiefer ist Amphisauropus imminutus nicht mehr nachzuweisen.

Eine Obergrenze kann für Abschnitt D nicht angegeben werden.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Das lithologisch definierte Rotliegende läßt sich nach Tetrapodenfährten in vier biostratigraphische Einheiten A, B, C, D gliedern, deren jeweilige Untergrenzen und/oder Obergrenzen durch das erstmalige Auftreten bestimmter Fährtenarten oder Gruppen von Fährtenarten mehr oder weniger eng gefaßt werden können. Mit Hyloidichnus arnhardti und Varanopus microdactylus liegen charakteristische Arten vor, die auch in anderen europäischen Rotliegend Becken nachzuweisen sind, außerdem gehören sie zu Gattungen von interkontinentaler Bedeutung. Somit konnten sie sich zur biostratigraphischen Korrelation fossilführender Schichten benachbarter Verbreitungsgebiete des kontinentalen Unterperms (Rotliegendes) eignen. Eventuell treten sie in einem engeren Raume $\pm$ gleichzeitig auf, so daß auch eine zeitliche Korrelation möglich wäre.

7.3. Vergleich mit Nachbargebieten:

7.3.1. Geographischer und historischer Überblick

Im Nordwesten sind es die Britischen Inseln, die zum Teil schon recht früh permokarbonische (Shropshire und South Staffordshire) und permische Fährten (Schottland: Dumfriesshire; England: Cumberland, Nottinghamshire, Devonshire, Warwickshire, Staffordshire,

Westmorland und Lancashire) lieferten. Eine hervorragende "History and Bibliography" dieser Funde und ihrer Bearbeiter findet sich bei SARJEANT (1974). Die geographische Fortsetzung nach SW ist in den Fährten des Beckens von Lodève, Frankreich zu sehen. Alle Fundpunkte liegen mehr oder weniger südlich von Lodève bei Le Puech, Rabéjac, St. Alban und La Lieude. HEYLER & LESSERTISSEUR (1963) bearbeiteten diese Vorkommen. Neuerdings wurden auch Fährten aus dem Becken von St. Affriquen NW von Montpellier bekannt, die allerdings noch nicht publiziert sind.

Im Nordosten des saar-pfälzischen und rheinhessischen Vorkommens liegen die altbekannten westdeutschen Fährtenfundpunkte des Cornberger Sandsteins bei Cornberg und Rockensüß. Über die erste Fährte aus dem Cornberger Sandstein berichtete 1928 F. E. KLINGLER. Ihre umfassende Darstellung erfuhr die Cornberger Fährtenfauna durch SCHMIDT (1959). In den letzten Jahren wurden auch in zunehmendem Maße neue Fährtenfunde aus der Wetterau bekannt (KOWALCZYK, mündl. Mitt.). Im Südosten und Osten der hessischen Vorkommen schließen sich die überaus gut dokumentierten und bearbeiteten Fährtenvorkommen des Thüringer Waldes, des Döhlener Beckens, des Ostharzrandes sowie des östlichen Harzvorlandes an. In Thüringen wurde der erste unterpermische Fährtenfund bereits 1847 durch B. v. COTTA gemeldet, die Reihe der späteren Bearbeiter ist recht lang. Eine geographische wie geologische Übersichtskarte des Thüringer Waldes mit Lage der wichtigsten Fundpunkte von Tetrapodenfährten bringen HAUBOLD & KATZUNG (1975, S. 93, Abb. 1). Weiter ostwärts sind noch als wichtigste und seit langem bekannte Fundorte - PABST (1908) berichtete berichtete bereits darüber - die von Schlesien (Polen) bei Alben-dorf (= Wambierzyce), Böhmen (CSSR) bei Horni Kalna und von Mähren (CSSR) bei Rossitz (= Rosice) zu nennen. Aus Ungarn liegt nach HAUBOLD (1973) ein isolierter Fußabdruck vom Nordufer des Bataton-sees bei Balatonrendes vor. Aus Norditalien sind Fährten in den unterpermischen Collio-Schichten der Lombardischen Alpen (DOZY 1935; BURRUTI 1969) bekannt geworden. Weitere Fährtenvorkommen werden von CONTI, LEONARDI, MARIOTTI & NICOSIA (1977) aus dem Val Gardena Sandstein der westlichen Dolomiten gemeldet und sehr ausführlich beschrieben. Die Val Gardena Sandsteinserie (= Gröden-er Sandstein) wird von den marinen Bellerophon-Schichten überlagert.

7.3.2. Biostratigraphische Korrelation:

Vorbemerkung: Ich beschränke mich hier im wesentlichen auf die Rotliegendevorkommen des Thüringer Waldes und angrenzender Gebiete, daneben soll ein kurzer Ausblick auf das Vorkommen des Beckens von Lodève unternommen werden.

In den vergangenen 6 bis 7 Jahren beschäftigte man sich insbesondere in der DDR mit dem Problem der biostratigraphischen Gliederung des dortigen (lithologisch definierten) Rotliegenden und deren Übertragbarkeit auf andere Verbreitungsgebiete des kontinentalen Unterperms in Europa und auch Nordamerika. (HAUBOLD & KATZUNG 1972a, 1972b, ANDREAS & HAUBOLD 1975; HAUBOLD & KATZUNG 1975. HAUBOLD in Druck.) Zum Zwecke der überregionalen Korrelierbarkeit wurden die ursprünglich chronostratigraphisch verstandenen, aber lithologisch definierten Begriffe "Autun" bzw. "Autunien" und "Saxon" bzw. "Saxonien" als biostratigraphische Abteilungen des limnisch-terrestrisch entwickelten Unteren Perms in Red Bed-Fazies bzw. in variszischer Molassefazies ausgewiesen (HAUBOLD & KATZUNG 1975, S. 124). Nach KOZUR (1978b) werden allerdings die Begriffe "Autunien" und "Saxonien", die in Frankreich recht gut definiert sind und ziemlich einheitlich verwendet werden, in Mitteleuropa von verschiedenen Autoren in einem sehr unterschiedlichen chronostratigraphischen Umfang verwendet, der in fast allen Fällen entscheidend von der ursprünglichen Definition und Verwendung dieser "Stufe" abweicht.

A) Was die biostratigraphische Definition und Gliederung des Rotliegenden im mittleren Thüringer Wald und angrenzender Gebiete anbelangt, so kristallisieren sich bis zum heutigen Kenntnisstand folgende Punkte heraus:

1. Die Untergrenze der Abteilung Autun wird an das erste Auftreten von Callipteris conferta und Callipteris naumanni gelegt (HAUBOLD in Druck). KOZUR (1978a) stellt allerdings fest, daß weder das Einsetzen von C. conferta noch gar der Gattung Callipteris permisches Alter anzeigt.
2. Das Autun im mittleren Thüringer Wald kann nach makropaläontologischem Material in die fünf Stufen A_t bis E_t aufgegliedert werden (HAUBOLD in Druck). Die Gliederung beruht im wesentlichen auf der Makro-Flora und auf Tetrapodenfährten.

OBERPERM	THURING	SAAR-NAHE, RHEINHESSEN		Thüringer Wald und angrenzende Gebiete	Lodève
				Zechstein Kupferschiefer	
UNTERPERM	SAXON	NAHE - Gruppe	?	Comberger Sandstein	
				Rötel-Schiefer ?	
				Grenzkonglomerat	
				Tambacher Sandstein	Octon
					Merifons
					Lieude
				Rotteröder Schichten	La Tour
				Wädern-Schichten	
				Grenzlager-Schichten	Rabéjac
				Oberhofer Schichten	Lafont
				Thallichtenberg-Schichten	
				Obernkirchen-Sch.	
				Disibodenberg-Schichten	St. Xist
				Ordernheim-Schichten	Zone de Transition
UNTERPERM	Ob. AUTUN	THURBACH-Gr. Thur. Gruppe	???	Jeckenbach-Schichten	
				Lautecken-Schichten	Manebacher Schichten
				Quirnbach-Schichten	
				Wahnwegen-Schichten	Ob. Gehrner Schichten
				Altengrün-Schichten	
				Reinhausen-Schichten	
				Breitenbach-Schichten	
				Heusweiler-Schichten	Unt. Gehrner Schichten
STREAN-Gr. KUC	Unt. AUTUN	KUSEL-Gruppe			"Autunien"

Tab. 28:

Vorläufige biostratigraphische Gliederung des südwest-deutschen Unter-Perms mit Hilfe von Tetrapodenfährten und Versuch einer Korrelation mit benachbarten Unter-Perm-Vorkommen.

3. Die Untergrenze der Stufe C_t fällt mit der Grenze Unteres/Oberes Autun zusammen. Das Einsetzen folgender Fährtenarten markiert diese Grenze:

Amphisauropus imminutus
Amphisauroides discessus
Jacobiichnus caudifer

4. Die Fährtenfauna des Oberen Autun wird nach HAUBOLD & KATZUNG durch nachfolgend aufgeführte Arten charakterisiert. Neben den genannten Arten treten im Oberen Autun auch noch einige Formen des Unteren Autun auf.

Amphisauropus imminutus
Amphisauroides
Hyloidichnus
Gilmoreichnus
Jacobiichnus
Dimetropus leisnerianus
Varanopus

(HAUBOLD & KATZUNG 1975). Dabei soll Varanopus microdactylus Leitwert für höchstes Autun haben (HAUBOLD in Druck).

5. Im Thüringer Wald fällt die lithologisch und durch Fossilien fixierte Autun/Saxon-Grenze mit der saalischen Diskordanz zusammen. Das Typusgebiet der Autun/Saxon-Grenze befindet sich im Thüringer Wald am Westrand der Tambach-Rotteröder Mulde (HAUBOLD & KATZUNG 1972 a, 1972 b, KOZUR 1978b).
6. Die Basis des Saxon ist von HAUBOLD & KATZUNG 1975 definiert mit der Fährtenfauna des Tambacher Sandsteines vom Bromacker bei Tambach-Dietharz im Thüringer Wald:

Ichniotherium cottae
Dimetropus leisnerianus
Varanopus microdactylus
Palmichnus tambachensis
Tambachichnium schmidtii

Neben dem Fehlen der Mehrzahl der Form des Oberen Autun (= Faunenschnitt) sind die beiden letzten Fährtenarten die entscheidend neuen Elemente, interpretiert als Procolophonomorphen und mit Vorbehalt als Lepidosaurier (HAUBOLD & KATZUNG 1975).

7. Die Fährtenfauna des Cornberger Sandsteines muß als Weiterentwicklung der Tambacher Fährtenfauna bewertet werden und repräsentiert biostratigraphisch sowie aufgrund ihrer lithostratigraphischen Position höheres Saxon (HAUBOLD & KATZUNG 1972a).
 8. Nach einer Zeitlücke, die im terrestrischen Bereich vorerst nicht zu schließen ist, folgt auf den Cornberger Sandstein das Obere Perm (Zechstein).
- B) In Anlehnung an einige dieser Punkte erkenne ich für das südwestdeutsche Rotliegende folgende biostratigraphische Gliederungs- und Korrelationsmöglichkeiten (Tab. 28):
1. Die Autun-Basis kann mit Hilfe der Tetrapodenfährten nicht erfaßt werden und wird deshalb entsprechend REIMANN (1971) an das Breitenbacher Flöz gelegt und ist somit palynologisch definiert.
 2. Das Autun ist vorläufig in nur zwei Stufen A und B zu gliedern. Die Tetrapodenfährtenfauna des Abschnittes A repräsentiert Unteres, die des Abschnittes B Oberes Autun. Dementsprechend ist die Stufe A mit den thüringischen Autun-Stufen A_t und B_t, die Stufe B mit C_t, D_t und E_t zu vergleichen.
 3. Die Grenze Autun/Saxon wird an das erstmalige Auftreten einer neuen, markanten Fährtenart, Varanopus microdactylus, in den höheren Grenzlagerschichten gelegt. Zwischen biostratigraphischer Autun/Saxon-Grenze und lithostratigraphischer Unter-/Oberrotliegend-Grenze klappt somit keine allzu große Lücke (s. gleichlautender Vorschlag von KOZUR 1978b).
 4. Es besteht kein Faunenschnitt im engeren Sinne zwischen Autun und Saxon.
 5. Das Saxon ist in einen unteren Abschnitt C und einen oberen Abschnitt D zu unterteilen, wobei die Untergrenze des Abschnittes D durch neu einsetzende Arten definiert ist.
 6. Die Fauna des Abschnittes D zeigt enge Beziehungen zu der Fauna des Cornberger Sandsteines, dürfte jedoch wegen der aus tieferen Abschnitten verbleibenden Restfauna etwas älter als dieser sein. Sie ist möglicherweise jünger als die Fauna des Tambacher Sandsteines.

C) Ungeachtet der in Thüringen gebräuchlichen Regelung wird in Tabelle 28 versucht, das Rotliegendprofil des Thüringer Waldes und angrenzender Gebiete (entsprechend HAUBOLD & KATZUNG 1975) in diese geschilderte chronostratigraphische Abfolge einzuordnen. Dabei könnten ganz grob gesprochen, die Remigiusberg bis Lauterecken Schichten mit den oberen Gehriner und den gesamten Manebacher Schichten zu vergleichen sein. Die Schichten der Lebach Gruppe könnten den Goldlauterer Schichten entsprechen, während Oberkirchen, Thallichtenberg und untere Grenzlager Schichten mit den Oberhöfer Schichten korreliert werden könnten. Die oberen Grenzlager und Wadern Schichten könnten den Rotteröder Schichten entsprechen. Im oberen Teil des Profiles bestehen weitgehende Unsicherheiten. Die Rötelschiefer sind vermutlich jünger als der Tambacher, aber älter als der Cornberger Sandstein. Die Abgrenzung gegenüber dem Thüringium muß offen bleiben.

D) Weiterhin wird andeutungsweise versucht, das Permprofil des Beckens von Lodève hier einzuordnen. Biostratigraphische Berührungspunkte ergeben sich in der Fauna der Jeckenbach Schichten und der Zone de Transition. Beide Abschnitte haben mindestens eine Fährten-gattung (Hyloidichnus) und eine Art (Foliipes abscius) gemeinsam. So könnte man davon ausgehen, daß die Jeckenbach Schichten zumindest mit Teilen der Zone de Transition korrelierbar sind. Damit würde die Zone de Transition teilweise den Goldlauterer Schichten entsprechen. Die weitere Korrelation ist mehr oder weniger hypothetisch.

Abschließend soll gesagt sein: die hier praktizierte biostratigraphische Unterteilung und Korrelation des südwestdeutschen Rotliegenden entspricht dem augenblicklichen Kenntnisstand. Spätere Verschiebungen sind durchaus möglich, da nicht genau gesagt werden kann, ob die erfaßten Verbreitungsgrenzen der Tetrapodenfährten auch tatsächlich stratigraphische Verbreitungsgrenzen oder nur faziell bedingt sind. So kann bei einigen Formen des Thüringer Waldes vermutet werden, daß ihre unteren Verbreitungsgrenzen nicht eindeutig erfaßt sind, sie also sehr wohl auch in stratigraphisch tieferen Abschnitten auftreten können. Das gilt zumindest für die Gattung Gilmoresichnus, Hyloidichnus, Jacobiichnus und auch Dinetropus.

8. Zusammenfassung und kurze Diskussion der Ergebnisse

8.1. Ergebnisse des systematischen Teiles:

Im südwestdeutschen Rotliegenden können 15 verschiedene Fährten-
gattungen sicher nachgewiesen und zwei weitere vermutet werden.
Es handelt sich dabei um folgende Gattungen (die Ziffern in Klam-
mern stehen für die Zahl der Arten):

Anthichnium (1)
Limnopus (cf. 1)
Amphisauropus (2)
Hyloidichnus (1)
Gilmoreichnus (2)
Amphisauroides (cf. 2)
Foliipes (1)
Jacobiichnus (1)
Varanopus (1)
Ichniotherium (1)
Dimetropus (1)
Palmichnus (1)
Phalangichnus (cf. 2)
Anhomoiichnium
Dromopus (1)
cf. Chelichnus
cf. Laoporus

Viele dieser Gattungen wie etwa Limnopus, Hyloidichnus, Gilmoreich-
nus, Varanopus, Ichniotherium, Dimetropus, Dromopus und Laoporus
sind nicht nur in Europa weit verbreitet, sondern kommen auch in
Nordamerika vor. Darin zeigen sich wohl eindrucksvoll die engen
faunistischen Beziehungen zwischen Nordamerika und Europa.

Es wurde versucht, aus den Fährten analog zu den Rezentversuchen
gewisse osteologische Merkmale zumindest in hypothetischer Form
herzuleiten. Daraus resultiert eine Alternative zu der von HAUBOLD
& KATZUNG (1975) gebrauchten osteologisch systematischen Interpre-
tation der Fährten. Demnach sind die Gattungen Anthichnium und
Limnopus den Temnospondylia Amphisauropus den Batrachosauria (= Amphibia)
zuzuordnen. Den Cotylosauria (Captorhinomorpha) werden
die Gattungen Hyloidichnus, ?Jacobiichnus, Palmichnus, Phalangich-
nus, Varanopus, Dromopus und Anhomoiichnium zugewiesen. Als

möglicherweise unterpermische procolophonide Vorläufer werden die Gattungen Foliipes, Amphisauroides und (sehr fraglich) cf. Chelichnus, cf. Laoporus betrachtet. Zu den Pelycosauria werden Dimetropus, Gilmoreichnus und Ichniotherium gezählt.

Wichtige Argumente gegen diese osteologischen Zuordnungen sind in der stratigraphischen Verbreitung verschiedener osteologischer Taxa zu sehen. So sind beispielsweise echte Procolophonid im Unteren Perm bisher noch nicht nachgewiesen. Dennoch ist nicht auszuschließen, daß in diesem Zeitabschnitt bereits Vorläuferformen existiert haben und eben nur durch Fährten dokumentiert sind.

Die taxonomische Behandlung bzw. Identifizierung stößt weiterhin auf Schwierigkeiten. Zwar wurde versucht, die verschiedensten, untergrundabhängigen, morphologischen und quantitativen Überlieferungsvarianten zu erkennen und darzustellen, dennoch verleiten insbesondere fragmentäre Fährten oder Einzelfährten immer noch zu Fehlinterpretationen. Um diese zu vermeiden, müssen statistische Methoden, wie sie hier versucht wurden, und wie sie von CONTI et al. (1977) praktiziert wurden, ihre Anwendung finden. Das bedeutet, daß die ausschließlich morphographische Arbeitsweise einer gründlichen Fährtenbearbeitung und -interpretation nicht gerecht wird.

8.2. Ergebnisse der ökologischen Betrachtungen

Im Unteren Perm scheinen die Sedimentationsräume, welche eine Fährtenzeugung und vor allem eine Fährtenüberlieferung ermöglichen, in "lowland"-Bereichen zu liegen. Sehr interessant ist weiterhin der Aspekt, daß randliche Deltafazies mit Fährtenüberlieferung und Stillwasserfazies mit Körperfossil-Überlieferung relativ dicht aufeinander folgen können. Darin bestätigt sich nur der "lowland"-Charakter des Sedimentationsraumes und seiner Fauna. Typische "upland"-Formen dürften kaum in Fährten dokumentiert sein. Dennoch scheint ein gewisser Faunenwechsel, möglicherweise zwischen tiefer und höher gelegenen Gebieten, stattgefunden haben. Dies ist aus den Diskontinuitäten der Überlieferung selbst abzuleiten. Die Mehrzahl der Fährten wurde von kleinen Tieren mit einem wahrscheinlich geringen Aktionsradius erzeugt, zwischen diesen tauchen jedoch sporadisch große und sehr große Fährten auf, deren Erzeuger einen verhältnismäßig größeren Aktionsradius besessen haben dürften.

und deshalb durchaus von ferner gelegenen Gebieten einwandern konnten. Wären sie im Deltaraum ansässig, müßten ihre Fährten dort weitaus häufiger überliefert sein, als es der Fall ist. Andere, mittelgroße Formen scheinen zu einem Zeitpunkt den deltanahen Raum zu verlassen und in deltafernere Gebiete abzuwandern, zu dem schlagartig neue Formen auftreten. Eventuell äußern sich darin nicht nur Wanderungs-Aktivitäten als Folge des Konkurrenzdruckes, sondern auch klimatologische und geomorphologische Änderungen. Sicherlich übt das Klima einen wichtigen Einfluß auf die Faunenzusammensetzung aus. Denn im Oberrotliegenden, in dem durch die vorherrschend roten Sedimentfarben und die häufigen Fanglomerate aridere Verhältnisse angedeutet sind, treten die Amphibien zahlenmäßig stark zurück, ohne jedoch "auszusterben". Der Sedimentationsraum der Oberrotliegend-Fährtenhorizonte repräsentiert stärkeren "upland"-Charakter.

Ein weiterer interessanter Gesichtspunkt ist, daß die stratigraphisch sehr früh einsetzenden Formen zum größten Teil bis in die jüngsten Schichten des Rotliegenden hinein aushalten, während später einsetzende Formen schon sehr viel früher nicht mehr nachzuweisen sind. Diese Verschiedenartigkeit in der "Lebensdauer" kann darauf basieren, daß es sich bei den einen Fährtenerzeugern um nicht spezialisierte Formen mit einem großen Toleranzbereich gegenüber den Umwelteinflüssen handelt, während die anderen mehr oder weniger spezialisierte Tiere waren, die bestimmte ökologische Nischen besetzt hielten, bei deren Fortfall sie entweder ausstarben oder in andere, fossil nicht überlieferte Gebiete abwanderten.

Ökologische Deutungen dieser Art müssen solange noch als spekulativ betrachtet werden, bis verstärkt Fährtenhorizonte außerhalb des typischen "lowland"-Bereiches oder in der Randfazies entdeckt werden. Dann muß allerdings auch mit völlig neuen, bisher unbekannten Fährtenarten gerechnet werden.

8.3. Ergebnisse der biostratigraphischen Betrachtungen:

Im südwestdeutschen Rotliegenden sind Tetrapodenfährten von den tieferen Altenglan Schichten bis höchsten Rötelschiefern nachgewiesen. Somit ist grundsätzlich der Ansatz zu einer biostratigraphischen Gliederbarkeit des lithologisch definierten Rotliegenden gegeben. Die weitere Unterteilung beruht auf der Faunenvergesellschaftung und auf dem Einsetzen neuer Arten. Man muß sich jedoch darüber im klaren sein, daß die Verbreitungsgrenzen der Tetrapodenfährten auch stark faziell bedingt sein können und somit für eine Definition biostratigraphischer Grenzen nicht oder nur bedingt verwendet werden.

Insgesamt kann das südwestdeutsche Rotliegende nach dem Vorkommen von Tetrapodenfährten in vier "Stufen" A, B, C, D gegliedert werden. Die Untergrenze des ältesten Abschnittes A gegen das unterlagernde Stephan kann nicht mit Tetrapodenfährten festgelegt werden. Dagegen ist eine Abgrenzung mit Hilfe von Sporen möglich (REIMANN 1971), wonach die Grenze Stephan/Autun an das Breitenbacher Flöz zu liegen kommt. Die Obergrenze des Abschnittes A ist durch das Einsetzen von Abschnitt B gegeben. Dieses Einsetzen kann jedoch noch nicht eng gefaßt, sondern im weitesten Sinne nur zwischen Top Lauterecken und Top untere Jeckenbach Schichten angegeben werden. Die Tetrapodenfährtenfauna des Abschnittes A enthält - nach den Befunden von HAUBOLD & KATZUNG (1975, Tab. 12) mit folgenden Arten typische Elemente des tieferen Autun:

Anthichnium salamandroides

Amphisauropus latus

Limnopus sp.

Dromopus lagertoides

Dipetronus leionerionus

?Ichniotherium goitae

Zum Abschnitt B sind möglicherweise bereits die oberen Lauterecken und tieferen Jeckenbach Schichten zu rechnen. Mit Sicherheit umfaßt der Abschnitt B jedoch die mittleren Jeckenbach bis untere Grenzlager Schichten. Seine Obergrenze ist durch das Einsetzen von Abschnitt C gegeben. Die Fauna des Abschnittes B enthält nach Maßgabe der im Thüringer Wald gewonnenen Erfahrungen typische

Elemente des Oberen Autun, in erster Linie sind hierbei zu nennen:

Amphisauropus imminutus

Amphisauroides

Gilmoreichnus

Hyloidichnus

Jacobiichnus

Die Grenze Autun/Saxon entspricht der Grenze B/C und ist durch das erstmalige Auftreten einer neuen, markanten Fährtenart (Varanopus microdactylus) definiert. Sie liegt im höheren Grenzlager-Bereich und fällt somit nahezu mit der lithologischen Grenze Unter-/Oberrotliegendes zusammen. Es besteht kein Faunenschnitt an der Grenze Unter-/Oberrotliegendes, wie er von HAUBOLD & KATZUNG (1975, S. 98) für den Thüringer Wald angenommen wird.

Die Abschnitte C und D untergliedern das Saxon in einen unteren und einen oberen Abschnitt, wobei C die oberen Grenzlager Schichten bis untere Teile der Rötelschiefer, D dagegen die mittleren und oberen Abschnitte der Rötelschiefer umfaßt. Die Untergrenze des Abschnittes D wird durch das Einsetzen neuer, bisher auf den Cornberger Sandstein beschränkter Formen definiert. Hier sind insbesondere zu nennen:

Palmichnus renisus

Anhomoiichnium sp.

Phalangichnus cf. simulans

cf. Chelichnus sp.

cf. Laoporus ambiguus

Was die Korrelation mit dem Rotliegenden des Thüringer Waldes und der angrenzenden Gebiete angeht, so kann mit Vorbehalt folgendes gesagt werden: Die Schichten der Kusel Gruppe entsprechen ungefähr den oberen Gehrener und den Manebacher Schichten; die Schichten der Lebach Gruppe können mit den Goldlauterer Schichten gleichgesetzt werden. Die Schichten der Tholey Gruppe und des unteren Grenzlagars entsprechen den Oberhöfer Schichten, oberes Grenzlager und Wadern Schichten den Rotteröder Schichten. Die Rötelschiefer sind vermutlich jünger als der Tambacher Sandstein, aber älter als der Cornberger Sandstein.

Die Zone de Transition im Becken von Lodève kann ungefähr mit Jeckenbach Schichten und unteren Teilen der Odernheim Schichten verglichen werden.

Die geschilderte biostratigraphische Gliederung steht im Gegensatz zu HAUBOLD & KATZUNG (1975) zumindest hinsichtlich der Grenze Autun/Saxon. Denn diese erkennen in Varanopus microdactylus lediglich eine Leitform des höchsten Autun, aber keine Zeitmarke für die Untergrenze des Saxon. Außerdem besteht nach ihnen zwischen Autun und Saxon ein markanter Faunenschnitt in dem Sinne, daß die meisten für das Autun typische Formen diese Grenze nicht überschreiten und neue Formen einsetzen. Eine biostratigraphische Grenzziehung mit Hilfe erstmals auftretender Formen ist durchaus korrekt, jedoch reichen auch die Autun-Formen wie Limnopus, Dromopus und Amphisauropus mit Sicherheit ins Saxon. Das beweist das in den Rötelschiefern Nebeneinander-Vorkommen dieser Formen mit solchen Fährtenarten, wie sie für den Cornberger Sandstein typisch sind. Und dessen Alter wird von HAUBOLD & KATZUNG mit oberstem Saxon angegeben. Außerdem reicht etwa Dromopus im Val Gardena Sandstein der westlichen Dolomiten sogar bis ins mittlere Thuringium (CONTI et al. 1977, S. 46).

Wahrscheinlicher ist, daß in Thüringen die wirkliche Verbreitungsgrenze der Autun-Formen nicht erkannt worden ist, da die Fährtenfauna des Saxon nur von wenigen Fundpunkten im Tambacher Sandstein stammt.

Insgesamt gesehen bietet sich in den Tetrapodenfährten ein durchaus geeignetes Hilfsmittel für provisorische biostratigraphische Gliederungen an. Allerdings sollten nicht ausschließlich Tetrapodenfährten für endgültige biostratigraphische Gliederungen und Korrelationen verwendet werden, wie oben genanntes Beispiel deutlich werden läßt. Diesen Unsicherheiten in der "Fährten-Biostratigraphie" wurde in jüngster Zeit auch von DDR-Autoren Rechnung getragen, denn die biostratigraphische Untergliederung des Autun im mittleren Thüringer Wald beruht zum großen Teil auf der Makroflora (ANDREAS & HAUBOLD; 1975; HAUBOLD in Druck).

L i t e r a t u r v e r z e i c h n i s

- Abel, O. (1929): Eine Reptilfährte aus dem oberen Perm (Gröden Sandstein) der Gegend von Bozen, Südtirol.- Palaeobiol., 2: 1-14; Wien & Leipzig.
- (1935): Vorzeitliche Lebensspuren. - 644 S.; Jena.
- ANDREAS, D. & HAUBOLD, H. (1975): Die biostratigraphische Untergliederung des Autum (Unteres Perm) im mittleren Thüringer Wald. - Schriftenr. geol. Wiss., 3: 5-86, 8 Abb., 2 Tab., 18 Taf.; Berlin.
- ATZBACH, O. & GEIB, K.W. (1972): Zur Gliederung des sedimentären Oberrotliegenden (Nahe-Gruppe) in der Nahe-Mulde. - Mainzer geowiss. Mitt., 1: 9-16, 5 Abb.; Mainz
- BAIRD, D. (1952): Revision of the Pennsylvanian and Permian footprints Limnopus, Allopus, and Baropus. - J. Pal., 26: 832-840, 3 Abb., 3 Taf., 1 Tab.; Tulsa.
- BELLAIRS, A. (1969): The life of reptiles. - 282 S., London.
- BOY, J.A. (1972): Die Branchiosaurier (Amphibia) des saarpfälzischen Rotliegenden (Perm, SW-Deutschland). - Abh. Hess. L.-Amt Bodenforsch., 65: 1-137, 70 Abb., 2 Tab., 2 Taf.; Wiesbaden.
- (1976): Überblick über die Fauna des saarpfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm). - Mainzer geowiss. Mitt., 5: 13-85, 41 Abb.; Mainz.
- (1978): Die Tetrapodenfauna (Amphibia, Reptilia) des saarpfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm; SW-Deutschland).
1. Branchiosaurus. - Mainzer geowiss. Mitt., 7: 27-76, 28 Abb.; Mainz.
- BOY, J.A. & BANDEL, K. (1973): Bruktererpeton fiebigi n.gen. n.sp. (Amphibia: Gephyrostegida). Der erste Tetrapode aus dem rheinisch-westfälischen Karbon (Namur B; W-Deutschland). - Palaeontographica, Abt. A, 145: 39-77, 19 Abb., Taf. 7-8; Stuttgart.
- BYSTROW, A.P. (1944): Kotlassia prima AMALITZKY. - Bull. Geol. Soc. Amer., 55: 379-416, 22 Abb.; New York, N.Y.
- CARROLL, R.L. (1973): The early differentiation of diapsid reptiles. - Colloque international C.N.R.S., 218: 434-449, 13 Abb.; Paris.

- CARROLL, R.L. & BAIRD, D. (1972): Carboniferous stem-reptiles of the family Romeriidae. - Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., 143 (5): 321-364, 14 Abb., 2 Taf., 1 Tab.; Cambridge/Mass.
- CARROLL, R.L. & GASKILL, P. (1971): A captorhinomorph reptile from the Lower Permian of Europe. - J. Paleont., 45 (3): 450-463, 7 Abb.; Tulsa/Oklahoma.
- CONTI, M.A., LEONARDI, G., MARIOTTI, N. & NICOSIA, U. (1977): Tetrapod footprints of the "Val Gardena Sandstone" (North Italy). Their paleontological, stratigraphic and paleoenvironment meaning. - Paleontographia Italica, Vol. LXX - (n. ser. Vol. XL): 1-91, 44 Abb., Taf. I-XI, Pisa.
- COTTA, B.v. (1848): Briefliche Mittheilungen. - N. Jb. Min. Geol. Pal., 1848: 133-134, Stuttgart.
- (1851): Entdeckungen von Tierfährten im Rotliegenden bei Friedrichroda. - Z. deut. geol. Ges., 3: 363; Berlin.
- CURRIE, P.J. (1977): A new Haptodontine Sphenacodont (Reptilia: Pelycosauria) from the Upper Pennsylvanian of North America. - J. Paleont., V. 51 (5): 927-942, 9 Abb.
- CZYZEWSKA, T. (1955): Reptile trackways from the Permian of Wambierzyce in Lower Silesia (Poland). - Acta Geol. Polonica, 5: 131-160, 5 Abb., 4 Taf., 9 Tab.; Warschau.
- DOZY, J.J. (1935): Einige Tierfährten aus dem unteren Perm der Bergamasker Alpen. - Pal. Zeit., 17: 45-55, 2 Abb., 1 Tab., Berlin.
- EVANS, F.G. (1946): The anatomy and functions of the foreleg in salamander locomotion. - Anat. Rec., 95: 257-282, 6 Abb.; Philadelphia.
- FALKE, H. (1974a): Das Rotliegende des Saar-Nahe-Gebietes. - Jber. und Mitt. Oberrh. Geol. Ver., 56: 1-14, 3 Abb.; Stuttgart.
- (1974b): Die Unterschiede in den Sedimentationsvorgängen zwischen dem Autunien und Saxonien von Mittel- und Westeuropa. - Geol. Rundschau, 63 (3): 819-849, 13 Abb.; Stuttgart.
- FICHTER, J. (1976): Tetrapodenfährten aus dem Unterrotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan. - Mainzer geowiss. Mitt., 5: 87-109, 11 Abb., 2 Tab.; Mainz.

- FOX, R.C. & BOWMAN, M.C. (1966): Osteology and relationships of Captorhinus aguti (Cope) (Reptilia: Captorhinomorpha). - Univ. Kansas Paleont. Contrib., 11: 1-79, Abb. 1-38; Lawrence/Kansas.
- FRIC (FRITSCH), A. (1887): Obrovske stopy z utaru permskeho. - Vesmir, 16 (11): 121-122, Praha.
- (1895): Über neue Wirbeltiere aus der Permformation Böhmens nebst einer Übersicht der aus derselben bekannt gewordenen Arten. - Sitz. Ber. Böhmisch. Ges. Wiss. math. nat. Cl., 1895 (II), Art. 52: 1-17, 2 Abb., Prag.
- (1899): Die Fauna der Gaskohle und der Kalksandsteine der Permformation Böhmens, 4, 101 S., Abb. 311-394, Taf. 135-165; Prag.
- (1912): Studien im Gebiet der Permformation Böhmens. - Arch. Naturwiss. Landesdurchforsch. Böhmens, 15 (2): 51 S.; Prag.
- GEINITZ, H.B. (1861b): Dyas I: 130 S., 42 Taf.; Leipzig 1861-1862 (Fährten erschienen 1861).
- (1863a): Beiträge zur Kenntnis der organischen Überreste in der Dyas (oder permischen Formation zum Theil) und über den Namen Dyas. - N. Jb. Min. Geol. Pal., 1863: 385-398, Taf. 3 und 4; Stuttgart.
- GILMORE, CH.W. (1926a): Fossil footprints from the Grand Canyon. - Smithsonian. miscell. Collect., 77 (9): 1-41, 22 Abb., 12 Taf.; Baltimore.
- (1927): Fossil footprints from the Grand Canyon: second contribution. - Smithsonian. miscell. Collect. 80 (3): 1-78, 37 Abb., Taf. 1-21, City of Washington.
- (1928): Fossil footprints from the Grand Canyon: third contribution. - Smithsonian. miscell. Collect., 80 (8): 1-16, 7 Abb., Taf. 1-5, City of Washington.
- GRAY, J. (1944): Studies in the mechanics of the tetrapod skeleton. - J. Exper. Biol., 20: 88-116.
- (1968): Animal locomotion. - 479 S.; London.
- GREGORY, W.K. & CAMP, C.L. (1918): Studies in comparative myology and osteology, III. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XXXVIII, Art. 15: 447-563.

- HARDAKER, W. H. (1912): On the Discovery of a Fossil-Bearing Horizon in the "Permian" Rocks of Hamstead Quarries, near Birmingham. - Quart. J. geol. Soc., 68: 639-681, 30 Abb., Tab. I und II; London.
- HAUBOLD, H. (1970): Versuch einer Revision der Amphibienfährten des Karbon und Perm. - Freib. Forsch.-H., C 260: 83-117, 23 Abb., 6 Tab.; Leipzig.
- (1971a): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. - Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 18: 124 S., Stuttgart und Portland/USA.
- (1971b): Die Tetrapodenfährten aus dem Permosiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes. - Abh. Ber. Mus. Nat. Gotha, 1971: 15-41, 11 Abb.; Gotha.
- (1973): Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas. - Freib. Forsch.-H., C 285: 5-55, 46 Abb.; Leipzig.
- (1974): Die fossilen Saurierfährten. - Die neue Brehm Bücherei: 168 S., 94 Abb., 9 Tab.; Wittenberg Lutherstadt.
- (1979, in Druck): Die biostratigraphische Gliederung des Rotliegenden (Permosiles) im mittleren Thüringer Wald. - Schriftenr. geol. Wiss., 15 oder 16; Berlin.
- HAUBOLD, H. & KATZUNG, G. (1972a): Die Abgrenzung des Saxon. - Geologie, 21 (8): 883-914, 7 Abb.; Berlin.
- (1972b): Das Typus-Gebiet der Autun/Saxon-Grenze im Thüringer Wald. - Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss., A. Geol. Paläont., 17 (6): 849-863, 2 Abb., Taf. I-VII; Berlin.
- (1975): Die Position der Autun/Saxon-Grenze (Unteres-Perm) in Europa und Nordamerika. - Schriftenr. geol. Wiss., 3: 87-138, 4 Abb., 14 Tab.; Berlin.
- (1978): Palaeoecology and palaeoenvironment of tetrapod footprints from the Rotliegend (Lower Permian) of Central Europe. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 23: 307-323, 6 Abb.; Amsterdam (Elsevier).
- HAUBOLD, H. & KUHN, O. (1979): Lebensbilder und Evolution fossiler Saurier. - Die neue Brehm Bücherei: 170 S., 180 Abb.; Wittenberg Lutherstadt.
- HAUBOLD, H. & SARJEANT, W.A.S. (1973): Tetrapodenfährten aus den Keele und Enville Groups (Permokarbon: Stefan und Autun) von Shropshire und South Staffordshire, Großbritannien. - Z. geol. Wiss., 1 (8): 895-933, 5 Abb., 5 Tab., Taf. I-VIII; Berlin.

- HAUSSE, R. (1910): Fossile Tierfährten im Unter-Rotliegenden des Steinkohlebeckens im Plauenschen Grunde (des Döhle-ner Beckens) bei Dresden. - Jb. Berg. u. Hüttenw. Kgr. Sachsen, 1910: 3-19, Taf. I-VII; Freiberg.
- HEYLER, D & LESSERTISSEUR, J. (1963): Pistes des tétrapodes dans la région de Lodève (Hérault). - Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. (n. ser., C), 11: 125-222, 48 Abb., Taf. I-XII, Paris.
- HICKLING, G. (1906): On footprints from the Permian of Mansfield (Nottinghamshire). - Quart. J. geol. Soc., 62: 125-131, 2 Abb., 1.Taf.; London.
- HILDEBRAND, M. (1965): The functional analysis of the symmetrical gaits of quadrupeds. - Anat. Rec., 151: 361.
- HOCHSTETTER, F.v. (1868): Saurierfährten im Rotliegenden des Rossitz-Ostrauer Beckens. - Verh. k.k. geol. Reichsanst.: 431-432; Wien.
- HOLMES, R. (1977): The osteology and musculature of the pectoral limb of small Captorhinids. - J. Morph., 152 (1): 101-139, 20 Abb., 1 Tab.
- HOTTON, III, N. (1970): Mauchunkia bassa, gen. et sp. nov., an anthracosaur (amphibia, labyrinthodontia) from the Upper Mississippian. - Kirtlandia, 12: 1-38, 14 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Cleveland/Ohio.
- HUENE, F.v. (1913): Beobachtungen über die Bewegungsart der Extremitäten bei Krokodilen. - Biol. Centralbl., XXXIII, 1913: 468-472, 7 Abb.; Leipzig, Erlangen.
- JARDINE, W. (1850): Note to Mr. HARKNESS's paper on the position of the impressions of footsteps in the Bunter Sandstone of Dumfriesshire. - Ann. Mag. natur. Hist., 6 (2): 208-209; London.
- (1853): The ichnology of Annandale or illustrations of footmarks impressed on the New Red Sandstone of Corncockle Muir: 17 S.; Edinburgh.
- KING, A.Th. (1845a): Description of fossil footmarks found in the carboniferous series in Westmoreland County, Pa. - Amer. J. Sci., 48: 343-352, 12 Abb.
- KORN, H. (1933): Eine für die Kenntnis der Cotylosaurier des deutschen Perms bedeutsame Schwimmfährte von Tambach. - Palaeo-

biol., 5: 169-200, 4 Abb., 2 Tab., Taf. XV.

KUHN, O. (1958d): Die Fährten der vorzeitlichen Amphibien und Reptilien. - 64 S., 13 Taf.; Bamberg (Meisenbach).

--- (1963): *Ichnia Tetrapodorum*. --Foss. Catal. I, 101: 176 S., 's-Gravenhage.

--- (1969): *Cotylosauria*. - Handbuch der Paläoherpétologie, Teil 6: 89 S., 47 Abb.; Stuttgart und Portland/USA.

KUMMER, B. (1975): Biomechanik fossiler und rezenter Wirbeltiere. - Natur und Museum, 105 (5): 156-167, 20.Abb.; Frankfurt/Main.

LEONARDI, P. (1951b): Orme di tetrapodi nelle Arenarie di Val Gardena (Permiano medio-inferiore) dell'Alto Adige Sud-orientale. - Mem. Inst. Geol. Univ. Padova, 17: 1-23, 7 Abb., 3 Taf.; Padova.

---(1951a): Flora et fauna delle Arenarie die Val Gardena (Permiano medio) delle Dolomiti occidentali. - Atti 42^o Riunione Soc. It. Prog. Sc., 42: 1-4; Roma.

--- (1959): *Tridentinosaurus antiquus* G.B. DAL PIAZ rettile protorosauro permiano del Trentino Orientale. - Mem. Inst. Geol. Min. Univ. Padova, 21: 1-15, 4 Abb., 1 Taf.; Padova.

LOTZE, F (1927): Die Tambacher *Sphaerodactylum*-Fährten. - Pal. Z., 2: 170-175; Berlin.

MARSH, O.C. (1894b): Footprints of vertebrates in the Coal Measures of Kansas. - Amer. J. Sci., (3) 48: 81-84, Taf. 2 und 3; New Haven.

MOODIE, R.L. (1929): Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas. - Amer. J. Sci., ser. (5), 17: 352-368, 9 Abb.; New Haven.

--- (1930): Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas. II. - J. Geol., 38: 548-565, 16 Abb., New York, London.

MOSS, J.L. (1972): The morphology and phylogenetic relationships of the Lower Permian tetrapod *Tseaiasia campi* VAUGHN (Amphibia: Seymouriamorpha). - University of California publications in geological sciences, 98: 72 S., 18 Abb., 7 Taf.; Berkeley und Los Angeles.

- MÜLLER, A.H. (1954): Zur Ichnologie und Stratonomie des Oberrotliegenden von Tambach (Thüringen). - Pal. Z., 28: 189-203, 2 Abb., Taf. 16 und 17, 2 Tab.; Stuttgart.
- (1955): Eine kombinierte Lauf- und Schwimmfährte von Korynichnium aus dem Oberrotliegenden von Tambach (Thüringen). - Geol., 4: 490-497, 2 Abb., 1 Taf.; Berlin.
- (1962): Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere. I. - Freib. Forsch.-H., C 151: 3-50; Berlin.
- (1970): Neue Tetrapodenfährten aus dem terrestrischen Zechstein. - Mber. deut. Akad. Wiss., 12 (2/3): 197-207; Berlin.
- NAUCK, E. Th. (1924): Die Beziehungen zwischen Beckenstellung und Gliedmaßenstellung bei tetrapoden Vertebraten. - Morpholog. Jb., 53: 1-47, 13 Abb.
- NOPCSA, F.v. (1923): Die Familien der Reptilien. - Fortschr. Geol. Pal., 2: 210 S., 6 Taf.; Berlin.
- OLSON, E.C. (1947): The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. - Fieldiana: Geol., 11 (1): 1-53, 8 Abb.; Chicago/III
- (1974): On the source of Therapsids. - Ann. S. Afr. Mus., 64, 27-46, 5 Abb., 1 Tab., 2 Taf.
- (1976): The exploitation of land by early tetrapods. - In: BELLAIRS, A. & COX, C.B. (Edits.): Morphology and Biology of Reptiles: 1-30, 15 Abb., 2 Tab.; London.
- OLSON, E.C. & BARGHUSEN, H. (1962): Permian vertebrates from Oklahoma and Texas. - Oklahoma Geological Survey, 59: 68 S., 15 Abb., 7 Tab.; Norman.
- PABST, W. (1895): Thierfährten aus dem Rothliegenden von Friedrichroda, Tambach und Tabarz in Thüringen. - Z. deut. geol. Ges., 47: 570-576, Berlin.
- (1896a): Thierfährten aus dem Oberrothliegenden von Tambach in Thüringen. - Ibid., 48: 638-643, Taf. 14.
- (1896b): Die Thierfährten in dem Oberrothliegenden von Tambach in Thüringen. - Ibid., 48: 808-829, 10 Abb., Taf. 17-20.
- (1897a): Die Thierfährten in dem Ober-Rothliegenden von Tambach in Thüringen. - Ibid., 49: 701-712, 3 Abb., Taf. 25-28.
- (1897b): Thierfährten aus dem mittleren Rothliegenden von Kabarz in Thüringen. - Naturwiss. Wochenschr., 12 (8): 85-87; Berlin.

- (1900): Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands". - Z. deut. geol. Ges., 52: 48-63; Berlin.
- (1903): Die fossilen Tierfährten aus dem Rotliegenden Thüringens im herzoglichen Museum zu Gotha. Ein Führer durch ihre Sammlung. - 23 S., 6 Abb., 12 Taf.; Gotha (Perthes).
- (1905a): Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten aus dem Rotliegenden "Deutschlands". II. - Z. deut. geol. Ges., 57: 1-14; Berlin.
- (1905b): Dto., III. - Ibid., 57: 361-379.
- (1905c): Die Spitzzehenfährte von Tambach in Thüringen, Ich-nium acrodactylum, tambacense. - Festschr. Alb. v. Bamberg: 131-138; Gotha (Perthes).
- (1908): Die Tierfährten in dem Rotliegenden "Deutschlands". - Nova Acta Leopoldina, 89 (2): 1-166, 36 Abb., 35 Taf.; Halle.
- PARRINGTON, F.R. (1967): The vertebrae of early tetrapods. - Coloques Intern. C.N.R.S., 163: 269-279, 4 Abb.; Paris.
- PEABODY, F.E. (1948): Reptile and amphibian trackways from the Lower Triassic Moenkopi formation of Arizona and Utah. - Bull. Dep. Geol. Sci., 27 (8): 295-468, 40 Abb., Taf. 23-45, 13 Tab.; Berkeley und Los Angeles.
- (1951): The origin of the astragalus of reptiles. - Evolution, 5 (4): 339-344, 2 Abb., 1 Taf.; Lancaster/Pa.
- (1952): Petrolacosaurus kansensis LANE, a Pennsylvanian reptile from Kansas. - Univ. Kansas Paleont. Contrib. Vert., 1: 1-41, 11 Abb., 3 Taf.; Lawrence/Kansas.
- (1955b): Taxonomy and the footprints of tetrapods. - J. Pal., 29 (5): 915-924; Tulsa.
- (1959): Trackways of living and fossil Salamanders. - Univ. California Publ. in Zool., 63 (1): 1-72, 9 Abb., Taf. 1-11; Berkeley und Los Angeles.
- POHLIG, H. (1885): Saurierfährten im unteren Rotliegenden von Friedrichroda. - Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf., 42, Sitzber.: 285-286; Bonn.
- (1886): Dto. - Ibid., 43: 277-279.
- (1887): Tierfährten und Medusenabdrücke aus dem unteren Rotliegenden des Thüringer Waldes. - Z. deut. geol. Ges., 39: 644-645, Berlin.

- (1892): Altpermische Saurierfährten, Fische und Medusen der Gegend von Friedrichroda. - Festschr. 70. Gebtg. Rud. Leuckart: 59-64, 2 Abb., Taf. 7; Leipzig.
- PORTER, K.R. (1972): Herpetology. - 524 S.; Philadelphia, London, (W.B. Saunders).
- REINECK, H.E. (1955): Marken, Spuren und Fährten in den Waderner Schichten (ro) bei Martinstein/Nahe. - N.Jb. Geol. Paläont., Abh., 101: 75-90, 2 Abb., Taf. 7-11; Stuttgart.
- REMY, W. (1952): Bemerkungen zur Stratigraphie der Ilfelder kohleführenden Serie und Mitteilungen über einen Wirbeltierfährtenrest, *Ichnium* sp. - *Geologica*, 11: 71-80, Berlin.
- ROMER, A.S. (1956): Osteology of the reptiles. - 772 S., 248 Abb.; Chicago/III. (Univ. Chicago Press).
- ROMER, A.S. & BYRNE, F. (1931): The pes of *Diadectes*: Notes on the primitive tetrapod limb. - *Palaeobiologica*, 4: 25-48, 9 Abb.; Wien.
- ROMER, A.S. & PRICE, L.W. (1940): Review of the Pelycosauria. - *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, 28: 1-538, 71 Abb., 46 Taf., 8 Tab.; Baltimore/MD.
- SARJEANT, W.A.S. (1974): A history and bibliography of the study of fossil vertebrate footprints in the British Isles. - Special Issue *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 16 (4): 265-378, 34 Abb; Amsterdam (Elsevier).
- SCHAEFFER, B. (1941): The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. - *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 78: 395-472, 21 Abb.; New York/N.Y.
- SCHÄFER, A. & RAST, U. (1976): Sedimentation im Rotliegenden des Saar-Nahe-Beckens. - *Natur und Museum*, 106 (11): 330-338, 6 Abb., 1 Kartenskizze; Frankfurt a.M.
- SCHMIDT, H. (1959): Die Cornberger Fährten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung. - *Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, 28: 137 S., 57 Abb., 9 Taf.; Wiesbaden.
- SCHMIDTGEN, O. (1927): Insektenfährten aus dem Rotliegenden bei Mainz. - *Natur u. Museum.*, 57: 71-78, 7Abb.; Frankfurt a.M.
- (1928a, non 1927): Tierfährten im oberen Rotliegenden bei Mainz. - *Paläont. Z.*, 2: 101-107, 7 Abb.; Berlin.

- (1928b): Eine neue Fährtenplatte aus dem Rotliegenden von Nierstein am Rhein. - Palaeobiologica, 1: 245-252, 2 Abb., Taf. 24 u. 25; Wien und Leipzig.
- (1928c): Fährten von Insekten und Wirbeltieren im Perm von Nierstein am Rhein. - Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 78: 35-39; Wien.
- SCHULTHEISS, K.H. (1976): Ein neuer Fährtenfundpunkt im Unterrotliegenden des Saar-Nahe-Beckens. - Pfälzer Heimat, 4/1976: 137-140, 6 Abb.
- SNYDER, C. (1952): Quadrupedal and bipedal locomotion of Lizards. - Copeia, 2: 64-70, 10. Abb.
- (1954): The anatomy and function of the pelvic girdle and hindlimb in Lizard locomotion. - Amer. J. Anat., 95: 1-46, 16 Abb., 4 Tab., Taf. 1-6; Philadelphia, Pa.
- (1961): Bipedal locomotion. - Amer. Zool., 1(4): 470 (Abst.).
- (1962): Adaptions for bipedal locomotion of Lizards. - Am. Zoologist, 2: 191-203, 8 Abb.
- SPINAR, Z.V. (1953): Revise některých moravských Discosauriscidu. - Rozpravy ústředního ústavu geologického, 15: 1-129, 47 Abb., 4 Tab., 39 Taf.; Praha.
- STAPP, K.R.G. & SUES, H.-D. (1974): Der erste Nachweis der Reptilienfährte Ichniotherium cottae (POHLIG 1885) im Rotliegenden Südwest-Deutschlands. - Mitt. Pollichia, 3. R., 21: 5-18, 7 Abb.; Bad Dürkheim.
- STEINER, W. & SCHNEIDER, H.E. (1963): Eine neue Lauffährte mit Schwanzschleppspur aus dem Oberen Rotliegenden von Tambach. - Geologie, 11 (6): 715-731, 5 Abb., 5 Tab.; Berlin.
- STOVALL, J.W., PRICE, L.I. & ROMER, A.S. (1966): The postcranial skeleton of the giant Permian Pelycosaur Cotylorhynchus romeri. - Bull. Mus. Comp. Zool., 135 (1): 1-30, 17 Abb.; Cambridge/Mass.
- URBAN, E.K. (1965): Quantitative study of locomotion in Teiid Lizards. - Animal Behaviour, 13 (4): 513-529, 9 Abb., 6 Tab.; London.
- VAUGHN, P.P. (1955): The Permian reptile Araucoscelis restudied. - Bull. Mus. Comp. Zool., 113 (5): 305-467, 15 Abb., 2 Taf.; Cambridge/Mass.

- WALKER, W. F. (1971): A structural and functional analysis in the turtle, Chrysemys picta marginata. - J. Morph., 134: 195-213, 8 Abb., 2 Tab., 2 Taf.
- WERNER, Y.L. & BROZA, M. (1969): Hypothetical function of elevated locomotory postures in Geckos (Reptilia: Gekkonidae). - Israel J. Zool., 18: 349-355, 4 Abb., 1 Tab.; Jerusalem.
- WHITE, T.E. (1939): Osteology of Seymouria baylorensis BROILI. - Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, 85 (5): 325-409, 30 Abb., 2 Tab., 3 Taf.; Cambridge/Mass.
- ZUG, G.R. (1972): Walk pattern analysis of Cryptodiran turtle gaits. - Anim. Behav., 20: 439-443, 3 Tab.; London.

Nachtrag zur Literaturliste:

- BOY, J.A., FICHTER, J. & RAST, U. (1977): DFG-Arbeitsbericht, unveröffentlicht.
- (1978): DFG-Arbeitsbericht, unveröffentlicht.
- KOZUR, H. (1978a): Bemerkungen zum Vorkommen der Gattung Calipteris BRONGN. im Karbon. - Verh. Geol. B.-A., 1978 (2): 11-22; Wien.
- (1978b): Beiträge zur Stratigraphie des Perms. III (1): Zur Korrelation der Überwiegend kontinentalen Ablagerungen des obersten Karbons und Perms von Mittel- und Westeuropa. - Freib. Forsch.-H., C 342: 117-142; Leipzig.

L e b e n s l a u f

Ich, Jürgen, Karl Fichter, wurde am 2. August 1947 in Schramberg als zweiter Sohn des Gärtners Ferdinand Fichter und seiner Ehefrau Helene geboren. Nach vier Grundschuljahren besuchte ich ab 1958 das Gymnasium Schramberg, welches ich 1965 mit Erreichen der Mittleren Reife verließ.

Im Frühjahr 1965 trat ich als Polizeibeamter in den Dienst des Landes Nordrhein-Westfalen ein. Neben meinem regulären Dienst - zuletzt in Wuppertal - bereitete ich mich extern auf die Reifeprüfung vor. Mitte des Jahres 1969 wurde ich auf eigenen Wunsch aus dem Polizeidienst entlassen. Im Herbst desselben Jahres legte ich dann vor dem Prüfungsausschuß des Schulkollegiums beim Regierungspräsidenten in Düsseldorf die Reifeprüfung mit Erfolg ab.

Daraufhin entschloß ich mich, ein Studium aufzunehmen und immatrikulierte mich im Winter-Semester 1969/70 an der Johannes Gutenberg-Universität Mainz für das Fach Geologie/Paläontologie. Die Diplom-Vorprüfung bestand ich am 3.3.1972 mit dem Gesamturteil "gut", die Diplom-Haupt-Prüfung am 18. August 1975 ebenfalls mit dem Gesamturteil "gut". Gegenstand meiner Diplom-Arbeit war ein lokales Tetrapodenfährten-Vorkommen im Unterrotliegenden des Saar-Nahe-Gebietes. Da es sich bereits sehr früh abzeichnete, daß Tetrapodenfährten nicht nur auf lokale Vorkommen beschränkt, sondern sehr häufige Fossilien des südwestdeutschen Rotliegenden sind, bot mir Herr Prof. Dr. Boy als Dissertations-Thema deren wissenschaftliche Bearbeitung an. Bei der Prospektion und Bergung des gesamten Materials war ich als wissenschaftlicher Mitarbeiter von Prof. Dr. Boy - im Rahmen des von ihm geleiteten DFG-Programmes zur Erforschung der Rotliegend-Tetrapoden - beteiligt. Daneben führte ich an rezenten Urodelen und Eidechsen aktuelle, paläontologische Vergleichsstudien zur Lokomotion niederer Tetrapoden

durch.

Die mündliche Doktor-Prüfung bestand ich am 14. 9. 1979 mit dem Gesamturteil "magna cum laude".

Seit 30. April 1973 bin ich verheiratet und seitdem wohnhaft in Lampertheim/Hessen. Am 3.8.1979 wurde mein Sohn Michael Benjamin geboren.

Lampertheim, im Oktober 1979

Jürgen Fiedt

